



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

**FACULTAD DE BIOQUÍMICA Y
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Tesis presentada para acceder al grado académico de Doctor en
Ciencias Biológicas**

Título

**Biogeografía evolutiva de pseudocangrejos de agua dulce de la
familia Aeglidae (Crustacea: Anomura)**

Autor: Lic. Georgina Tumini

Director: Dr. Juan José Morrone

Codirector: Dr. Pablo Agustín Collins

**Instituto Nacional de Limnología
(INALI-CONICET-UNL)**

Laboratorio de Macrocrustáceos

-2016-

AGRADECIMIENTOS

A...

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, sede del Doctorado en Ciencias Biológicas.

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por la beca otorgada para la realización de este Doctorado.

Secretaría de Relaciones Exteriores (SRE) de México y la Agencia Mexicana de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AMEXCID), por la beca otorgada para la realización de mi estancia de investigación en México.

Juan José Morrone, por haberse animado a correr el riesgo de dirigirme en esta Tesis Doctoral. Por su humildad, calidez, hospitalidad, enseñanzas y siempre buena predisposición para lo académico, y aquello que no tanto...

Pablo Agustín Collins, por codirigirme en esta Tesis Doctoral. Por confiar en mí, por tantas cosas... si las tengo que contar es otra Tesis...

Liliana Katinas, Ana Verdi y Sergio Roig-Juñet, jurados de esta Tesis Doctoral. Por su benevolencia. Especialmente a Sergio, por sus valiosos aportes y tan hermosas palabras.

Integrantes del Laboratorio de Macrocrustáceos del Instituto Nacional de Limnología: Cristian (invitado especial), Debo, Elo, Fede, Flor, Gabi, Gise, Juan, Juli, Leo, Pablo, Vale, Vic y Vero, mi familia y hogar. Especialmente a Valeria Diawol y Victoria Torres, por tantos análisis no estadísticos, pero "vitalmente significativos".

Federico Giri, por haberme dado la oportunidad, por confiar en mí... por su amistad. Por sus palabras y sobre todo por sus silencios.

Verónica Williner, por el apoyo, por decirme siempre que sí.

María del Luján Vigil y Mario Lino Tumini, por darme su ejemplo a través de la acción, por su perseverancia en la vida. Por darme hermanos. Por permitirme ser.

Bruno, Romina y Melisa Tumini, por la unión y el sostén.

Melisa Tumini, por nuestro andar sincronizado, la compañía cercana día a día más allá de la distancia física.

María, Luordes, Rosario y Gio Di Bernardini Tumini, los 4 soles, por nuestro amor sanador.

Alejandro Di Bernardini y Ariel Garralda, por el aguante... ¡no fue, es, ni será fácil!

Manuel Verzeñassi, por nuestra espera (¡más suya!), por ser bálsamo, por su dulzura y fortaleza. Por querer y elegir andar juntos.

Ionko, por nuestro amor genuino y conexión infinita.

Pablo Beldomenico, por permitirme ir a donde estoy hoy y a donde podría ir mañana.

Amigos de Santoto, por tantos momentos compartidos. Antonela Paura, por dar su abrigo ante la adversidad.

Amigos brasimexicolombianos, por encontrarnos. Daiane Ouverney, mi hermana brasileña en México, por tantas "pláticas de Avatar".

A la naturaleza y el amor que siento por la vida, motivación y sustento de mi andar...

ÍNDICE

<u>CARÁTULA</u>	I
<u>AGRADECIMIENTOS</u>	II
<u>ÍNDICE</u>	IV
<u>ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS</u>	VIII
<u>RESUMEN</u>	X
<u>ABSTRACT</u>	XIII
<u>INTRODUCCIÓN</u>	1
Particularidades de <i>Aegla</i>	2
Origen, distribución y diversificación de <i>Aegla</i> . Contexto histórico	5
Origen, distribución y diversificación de <i>Aegla</i> . Contexto ecológico	8
Análisis biogeográfico	8
Estado de conservación de <i>Aegla</i>	10
Diversificación de <i>Aegla</i> y herramienta de análisis	10
Entonces...	12
Objetivos	13
<u>General</u>	13
<u>Específicos</u>	13
Hipótesis	13
<u>General</u>	13
Predicciones	14
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	15
<u>CAPÍTULO 1</u>	25
INTRODUCCIÓN	26
MATERIALES Y MÉTODOS	28
Área de estudio y origen de los datos	28
Análisis de los datos	28
<u>Estudio panbiogeográfico</u>	28
<u>Estudio de biogeografía cladística</u>	36
RESULTADOS	37

Estudio panbiogeográfico	37
Estudio de biogeografía cladística	41
DISCUSIÓN	45
<u>CAPÍTULO 2</u>	53
INTRODUCCIÓN	54
MATERIALES Y MÉTODOS	55
Área de estudio y origen de los datos	55
Análisis de los datos	56
RESULTADOS	59
Patrones latitudinales y longitudinales	65
Presencia de aéglidos	67
DISCUSIÓN	70
<u>CAPÍTULO 3</u>	75
INTRODUCCIÓN	76
MATERIALES Y MÉTODOS	78
Área de estudio y origen de los datos	78
Análisis de los datos	81
<u>Método biogeográfico</u>	81
<u>Método filogenético</u>	81
<u>Complementariedad biogeográfica/filogenética</u>	83
<u>Estado de conservación</u>	83
<u>Complementariedad conservacional</u>	85
<u>Consenso</u>	85
<u>Conservación de las especies</u>	86
RESULTADOS	86
Método biogeográfico	87
Método filogenético	88
Estado de conservación	88
Consenso	95
Conservación de las especies	96
DISCUSIÓN	97

<u>CAPÍTULO 4</u>	102
INTRODUCCIÓN	103
MATERIALES Y MÉTODOS	105
Área de estudio y origen de los datos	105
<u>Potrero de Funes, San Luis</u>	106
<u>Valle de Chaschuil, Catamarca</u>	106
Análisis de los datos	108
<u>Obtención de imágenes digitales</u>	108
<u>Configuraciones de <i>landmarks</i></u>	110
Potrero de Funes, San Luis	110
Valle de Chaschuil, Catamarca	112
<u>Estudio del error en las fotografías</u>	113
<u>Análisis de la forma del cefalotórax de aéglidos y programas utilizados</u>	114
<u>Análisis de Variación Canónica</u>	115
RESULTADOS	116
Potrero de Funes, San Luis	116
<u>Caracteres diagnósticos</u>	116
<u>Morfometría Geométrica</u>	116
Valle de Chaschuil, Catamarca	121
<u>Caracteres diagnósticos</u>	121
<u>Morfometría Geométrica</u>	121
DISCUSIÓN	127
<u>CONCLUSIÓN</u>	131
<u>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u>	135
<u>APÉNDICES</u>	158
APÉNDICE 1a	159
APÉNDICE 1b	178
APÉNDICE 1c	185
APÉNDICE 1d	194
APÉNDICE 1e	197
APÉNDICE 1f	198

APÉNDICE 2	199
APÉNDICE 2.1	208
APÉNDICE 2.2	212
APÉNDICE 4.1	216

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

°C: grados centígrados	GIS: Sistemas de Información Geográfica (<i>Geographical Information System</i>)
$\mu\text{ cm}^{-1}$: micrómetros sobre centímetros	GLM: Modelos Lineales Generalizados (<i>Generalised Linear Models</i>)
AIC: criterio de información de Akaike (<i>Akaike Information Criterion</i>)	GPA: Análisis de <i>Procrustes</i> Generalizado (<i>Generalized Procrustes</i> <i>Analysis</i>)
ANOVA: Análisis de la Varianza (<i>Analysis of Variance</i>)	IUCN: Unión International para la Conservación de la Naturaleza (<i>International Union for Conservation of</i> <i>Nature</i>)
ANP: Áreas Naturales Protegidas	km: kilómetros
AO: área de ocupación	LC: Menor preocupación (<i>Least Concern</i>)
AP: Áreas Protegidas	LG: último período glacial (<i>Late Glacial</i>)
APN: Administración de Parques Nacionales	LGM: último máximo glacial (<i>Last</i> <i>Glacial Maximum</i>)
ATR: rango de temperatura anual (<i>Annual</i> <i>Temperature Range</i>)	LM: <i>landmark</i> ; SML: <i>semilandmark</i>
BPA: Análisis de Parsimonia de Brooks (<i>Brooks Parsimony Analysis</i>)	MaB UNESCO: Programa el Hombre y la Biósfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (<i>Man and Biosphere</i> <i>programme-United Nations Educational,</i> <i>Scientific and Cultural Organization</i>)
COFEMA: Consejo Federal de Medio Ambiente	MG: Morfometría Geométrica
CR: En peligro crítico (<i>Critically</i> <i>endangered</i>)	msnm: metros sobre el nivel del mar
CVA: Análisis de Variación Canónica (<i>Canonical variate analysis</i>)	MST: árbol de tendido mínimo (<i>Minimum</i> <i>Spanning Tree</i>)
DD: Información deficiente (<i>Data</i> <i>Deficient</i>)	msnm: metros sobre el nivel del mar
Ecg: Ecoregión	n: tamaño muestral
EN: En peligro (<i>Endangered</i>)	
EP: extensión de su presencia	
EW: Extinto en la naturaleza (<i>Extinct in</i> <i>the Wild</i>)	
EX: Extinto (<i>Extinct</i>)	

NE: No evaluada (*Not Evaluated*)

NT: Cercano a la amenaza (*Near Threatened*)

PAE: Análisis de Parsimonia de Endemismos (*Parsimony Analysis of Endemicity*)

PCA: Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis*)

pH: concentración de iones de Hidrógeno presentes en determinadas disoluciones

Pqs: Parques

Prov: Provincia

Rs: Reserva

SAyDS: Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable

SiFAP: Sistema Federal de Áreas Protegidas

TBR: Bisección del Árbol y Reconexión (*Tree Bisection Reconnection*)

TG: Trazos Generalizados

TI: Trazos Individuales

vs: en oposición (*versus*)

VU: Vulnerable (*vulnerable*)

RESUMEN

Los pseudocangrejos de agua dulce de la familia Aeglidae constituyen un grupo de organismos muy particular. Son los únicos anomuros dulceacuícolas endémicos del sur de América del Sur, poseen una morfología particular de cefalotórax y branquias, y presentan un desarrollo postembrionario epimórfico (directo). Todas las especies se agrupan en un género exclusivo existente en la actualidad, *Aegla*. Las mismas se distribuyen en ambientes continentales de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay. Por lo general, se encuentran en cuerpos de agua superficiales, aunque algunas especies son subterráneas. Usualmente presentan áreas de distribución relativamente pequeñas, restringidas a una única o unas pocas cuencas de drenaje adyacentes mostrando altos niveles de endemismo y algunas de sus especies presentan requerimientos de hábitat específicos. Sin embargo, algunos taxones tienen rangos distribucionales más amplios y sus diferentes poblaciones pueden formar grupos no monofiléticos. Por lo tanto, representan un excelente grupo para estudios de biogeografía, conservación y taxonomía.

Respecto al origen de *Aegla* en el sur de América del sur, se han postulado dos hipótesis alternativas que suponen un ingreso marino a partir de la costa Atlántica o Pacífica. En esta región hay diversas cuencas hidrográficas con historias dinámicas e intensas de actividades orogénicas y climáticas. Los aéglidos han evolucionado en estos ambientes que modelaron sus patrones y rangos distribucionales. Complementariamente a las hipótesis basadas en fundamentos históricos, hay estudios que hacen hincapié en la incidencia del contexto ecológico actual sobre sus patrones distribucionales.

En el desarrollo de la presente Tesis Doctoral se combinaron datos de muestreos a campo, revisión de colecciones de museos e intensa búsqueda de información bibliográfica. En base a estas fuentes, se delinearón las áreas de distribución de todas las especies actuales de pseudocangrejos de la familia Aeglidae y se establecieron patrones biogeográficos. Asimismo, se realizaron análisis filogenéticos, se definió el estado de conservación de las especies de Argentina y el nivel taxonómico de ciertas poblaciones citadas aquí por primera vez.

A través de la integración de análisis panbiogeográfico y filogenético se identificaron componentes bióticos (trazos generalizados) y se obtuvo un cladograma

taxonómico de áreas. En base a este último se definió una disposición de áreas que permitió establecer relaciones entre las especies de *Aegla* de la Patagonia y del centro oeste de Argentina con las especies de la Patagonia chilena y del sur de Brasil, dando sustento a la separación de las regiones Neotropical y Andina descritas previamente. Además, las especies de *Aegla* del noroeste de Argentina-suroeste de Bolivia estuvieron relacionadas a las especies de Uruguay-sur de Brasil, apoyando las dos primeras áreas la delimitación establecida previamente para la provincia biogeográfica de las Yungas. Estas disposiciones de áreas se relacionaron con eventos geoclimáticos acontecidos en la región. Por otro lado, el sur de Brasil presentó el mayor índice de diversidad y endemismo de *Aegla*, definiendo tres nodos de gran relevancia para la conservación. Estos análisis permitieron sugerir la clasificación de ciertas especies como integradas por un complejo de especies (especies crípticas, especies anillo, especies hermanas o conglomerados de especies).

La distribución actual de *Aegla* en Argentina, se relacionó con ciertas condiciones ambientales. Mediante la implementación de una aproximación analítica cuantitativa, que comprendió el estudio de los datos de presencia-ausencia usando modelos lineales generalizados (GLM) con una respuesta binomial, se evidenció la fuerte influencia de latitud, longitud, altitud, estabilidad del cuerpo de agua, rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range* "ATR") y conductividad, así como también sus interacciones, sobre la macro distribución actual de estos organismos. Este análisis indicó la plasticidad ambiental limitada de los aéglicos y la fuerte adaptación de los mismos a los ambientes donde se distribuyen. Estos resultados son complementarios a los patrones distribucionales de los organismos que los relacionan con los eventos biogeográficos desarrollados históricamente.

Debido a la rápida degradación de los hábitats dulceacuícolas donde se distribuyen estos pseudocangrejos y el riesgo de extinción al que están expuestas sus especies, resulta necesario priorizar los esfuerzos para su conservación. Aquí se combinaron estudios biogeográfico, filogenético y de estado de conservación, utilizando del criterio de complementariedad, para identificar áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* en Argentina y definir el estado de conservación de sus especies. En base a estas metodologías, se obtuvo una secuencia consenso de orden jerárquico decreciente de áreas para conservar dichas especies en las regiones Neotropical y Andina de Argentina. La

misma estuvo integrada por siete provincias biogeográficas: Chaqueña, Monte, Selva Paranaense, Patagónica, Yungas, Puna y Pampeana. Con respecto al estado de conservación de los taxones, todos estuvieron contenidos dentro de algunas de las tres categorías de amenaza de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, *International Union for Conservation of Nature*). Asimismo, sólo ocho especies presentaron al menos una población contenida en algún Área Natural Protegida (ANP), sustentando la hipótesis que los vacíos de conservación de *Aegla* son de gran preocupación.

Las relaciones sistemáticas de las especies de *Aegla* son poco claras debido a la constante descripción de nuevas entidades. En este estudio se obtuvieron nuevos registros en Argentina en base a los que se evaluó la variabilidad interespecífica de formas. Se aplicaron métodos cuali-cuantitativos de Morfometría Geométrica obteniendo evidencia de ampliación en la distribución de una especie conocida y la delimitación de una entidad taxonómica con características particulares que estaría representando una especie nueva. Ambas se citaron para cuencas que no contaban con registros previos. Estos resultados sustentan la complementación del análisis de clasificación taxonómica por caracteres diagnósticos con los métodos morfogeométricos. Estos nuevos registros de *Aegla* son de gran relevancia para la conservación de la biodiversidad en el sur de América del Sur.

La combinación de datos de muestreos, revisión de colecciones de museos e intensa búsqueda de información bibliográfica permitió delinear las áreas de distribución de todas las especies conocidas, nuevas y potencialmente nuevas de *Aegla* para ser usadas en estudios de distribución, conservación y taxonómico. La cantidad de información que aquí se analiza es muy alta y resulta novedosa para estos pseudocangrejos, ya que no hay precedentes de estudios similares. La información obtenida a través de los análisis desarrollados provee una base para futuros trabajos sobre biogeografía y conservación de *Aegla* y contribuye en la expansión del conocimiento de la historia biogeográfica de los sistemas dulceacuícolas del sur de América del Sur. Estudios como estos son centrales en cuestiones fundamentales de macroecología y biología de la conservación. Otros estudios deberían ser desarrollados con el fin de explorar nuevas áreas, proveer análisis más detallados y actualizados de aspectos a nivel ecológico, biogeográfico, molecular, morfológico, taxonómico, filogenético, histórico y evolutivo, entre otros, incluyendo todas las especies utilizadas en este estudio, así como aquellas que se puedan ir registrando.

ABSTRACT

Freshwater pseudocrabs of the family Aeglidae constitute a very particular biological group. They are the only Anomura restricted to fresh waters and are endemic of southern South America. They also have a particular morphology of cephalothorax and gills, and their postembryonic development is epimorphic (direct). All the species are grouped in a unique living genus, *Aegla*. They are distributed in continental waters of Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay and Uruguay. They generally inhabit surface environments but some species are found in groundwater. Generally, areas inhabited by species of *Aegla* are relatively small and restricted to one drainage basin or a few adjacent basins, showing high levels of endemism. Moreover, some species have specific habitat requirements. However, some taxa have wider distributional ranges and their different populations can form non-monophyletic groups. Thus, this genus represents an excellent group for biogeographical, conservational and taxonomic studies.

Regarding the origin of *Aegla* in southern South America, there are two alternative hypotheses which postulate an Atlantic or a Pacific origin. In this region, there are several major aquatic basins with intense histories of orogenic and climatic activities in which aeglids have evolved jointly with the dynamics imposed upon them. Complementing the extant literature that recognises the influence of the biogeographical history of the continent, there are others studies focus on the influence of the current ecological context on their distributional patterns.

In this PhD Thesis, the occurrence of all the current species of pseudocrabs of the family Aeglidae was obtained from fieldwork, supplemented using the information from museum collections and by a thorough literature review. On the basis of this information, the distributional areas of all the current species of the pseudocrabs of the family Aeglidae were delineated and biogeographic patterns have been established. Moreover, phylogenetic analysis has been done; the states of conservation of the Argentinean species and the taxonomic level of some populations cited here for the first time have been evaluated.

Panbiogeographic and phylogenetic analyses have been integrated for the identification of biotic components (generalized tracks) and to obtain a taxon-area cladogram. On the basis of this, areas showed an arrangement that related Patagonian and

central-western Argentinean species of *Aegla* to the Patagonian Chilean species and to the southern Brazilian species, supporting the separation of the Neotropical and Andean regions described previously for southern South America. On the other hand, the north-western Argentinean - south-western Bolivian species of *Aegla* were related to the Uruguayan - southern Brazilian species, supporting the first two areas the delimitation made previously for the Yungas biogeographic province. This might be related to a temperate climate prevailing in southern South America before being disrupted by cooling and aridification conditions and to geo-climatic events developed since the Mesozoic. Moreover, southern Brazil had the highest index of diversity and endemism of *Aegla* and three nodes of great conservational value were all located there. These analyses suggest the classification of some species of *Aegla* previously classified as a single species, as integrated by species complexes (cryptic/ring/sister/flock species).

The current distribution of *Aegla* in Argentina was related to local environmental conditions. Using a quantitative analytic approach at a biogeographical scale, the presence-absence data was analysed by Generalised Linear Models (GLM) with a binomial response. Latitude, longitude, altitude, stability, ATR (Annual Temperature Range) and conductivity were significant predictors of aeglid occurrence, although interactions were significant. This finding suggests limited plasticity and strong adaptation to the local habitats. This conclusion complements the extant literature that recognises the influence of the biogeographical history of the continent on aeglid distributional patterns.

Due to the rapid degradation suffered by freshwater environments where are distributed these pseudocrabs and the extinction risk to which their species are exposed, it is necessary to prioritize conservation efforts. Biogeographical, phylogenetic and conservational status studies were combined here, applying the complementary criterion, to identify priority areas for the conservation of *Aegla* in Argentina and define the conservational status of their species. Based on these methodologies, a consensus order of the priority areas to conserve these species was obtained in the Neotropical and Andean regions of Argentina. It was integrated by seven provinces: Chacoan, Monte, Parana Forest, Patagonian, Yungas, Puna and Pampean. Moreover, all the taxa analysed fall within one of the three threatened categories of the IUCN (International Union for Conservation of Nature). Eight out of the 20 species of *Aegla* distributed in these provinces had at least one

population contained in previously established natural protected areas supporting our hypothesis that the gaps of conservation for this taxon are of great worry.

The systematic relationships of the species of *Aegla* are unclear, due to the continuous description of new entities. In this study, new populations of *Aegla* from Argentina were obtained and their interspecific variability of shape was evaluated. Qualitative and quantitative methods of Geometric Morphometric were applied to obtain evidence in widen the distributional range of a known species and the delimitation of a taxonomic entity with particular characteristics possibly representing a new species. Both of these new records were cited for basins without previous records. These results support the complementation of the taxonomic classification analysis through diagnostic characters with morphogeometric methods. Besides, these new records of *Aegla* are of great relevance for the conservation of biodiversity of southern South America.

The combination of fieldwork, information from museum collections and literature review, allow the delimitation of the distributional areas of all the known, new and potentially new species of *Aegla* for being use in distributional, conservational and taxonomic approaches. The amount of data analysed here is very high and there are no other studies made on *Aegla* with these characteristics. The information obtained provides a framework for future work on biogeography and conservation of *Aegla* and contribute to expand the cognition of the biogeographical history of the southern South American freshwater systems. Studies like this are central to many fundamental questions in macroecology and conservation biology. Further studies should be aimed at exploring new areas, providing more detailed and updated analysis of relevant ecological, biogeographical, molecular, morphological, taxonomic, phylogenetic, historic and evolutionary aspects, among others, including all the species presented here, as those which can be recorded.

INTRODUCCIÓN

Particularidades de *Aegla*

"No hay otro crustáceo dulceacuícola como *Aegla*, en ningún lugar del mundo" (Schmitt, 1942: 431), "son únicos ecológicamente, por ser la única familia de anomuros de ambientes dulceacuícolas, biogeográficamente, por ser endémicos de sitios templados de América del Sur y, morfológicamente, porque poseen caracteres particulares en el cefalotórax y las branquias" (Martin y Abele, 1986: 576). Otro rasgo único que los distingue es su desarrollo postembrionario epimórfico (directo). Es decir, los neonatos eclosionan como juveniles de hábitos bentónicos cuya morfología general se asemeja a la del adulto (Francisco y col., 2007; Teodósio y Masunari, 2007; Bueno y col., 2016).

La familia Aeglidae Dana, 1852 incluye tres géneros, dos de los cuáles están extintos: *Haumuriaegla* Feldmann, 1984 de rocas marinas del piso Haumuriano (edad Maastrichtiano del período Cretácico Superior) en el norte de Canterbury, Nueva Zelanda, y *Protaegla* Feldmann y col., 1998 de ambientes marinos del período Cretácico Superior en el sur del Estado de Puebla, México (Feldmann, 1984, 1998). *Aegla* Leach, 1820 es el único género de Aeglidae existente en la actualidad y el único taxón del infraorden Anomura enteramente restringido a hábitats dulceacuícolas (Figura 1).

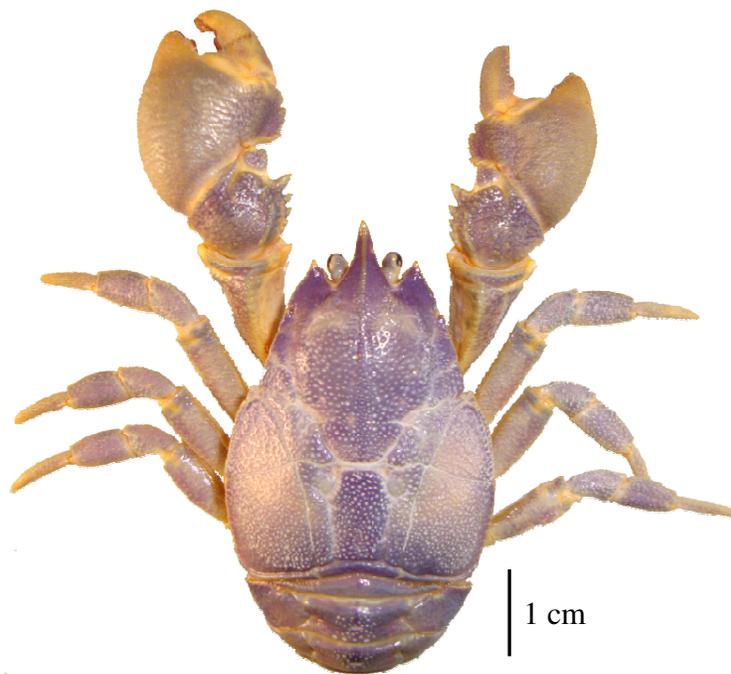


Figura 1 Ejemplar de *Aegla*

Estos organismos son los "cangrejos" decápodos de agua dulce más australes, siendo hallados en áreas de Argentina, Brasil, Bolivia, Chile, Uruguay y Paraguay (Martin y Abele, 1986; Pérez-Losada y col., 2004; Figura 2).

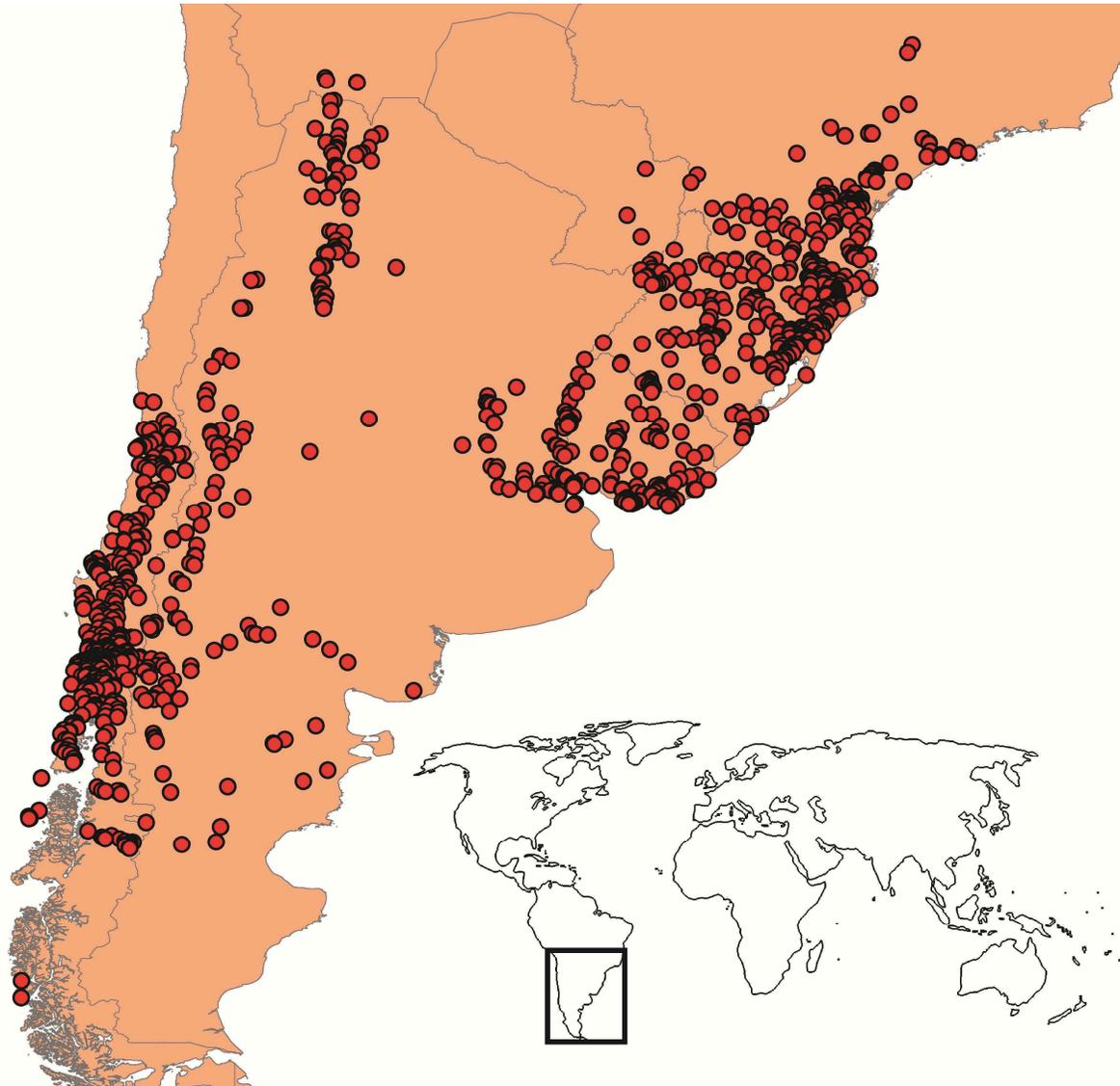


Figura 2 Área de distribución actual de la familia Aeglidae. Los puntos rojos indican las localidades de presencia de las especies. El recuadro indica la ubicación del área en un mapa mundial

Las especies de *Aegla* tienen por lo general áreas de distribución relativamente pequeñas, restringidas a una cuenca de drenaje o a unas pocas cuencas adyacentes. Por lo tanto, algunas especies muestran altos niveles de endemismo y requerimientos de hábitat específicos, representando un excelente grupo para un estudio de biogeografía (Morrone, 1996) y siendo de gran interés para la conservación (Rosenfield, 2002). Sin embargo, algunas especies tienen áreas de distribución más amplias (ej. *A. platensis* y *A. uruguayana*) y sus diferentes poblaciones pueden formar grupos no monofiléticos. El hábitat de la mayoría de las especies de *Aegla* es superficial, encontrándose en ríos, lagos y arroyos hasta los ~4000 m de altura en el noroeste de la cordillera argentino-chilena y siendo el decápodo dominante por encima de los 1600 msnm (Figura 3).



Figura 3 Ambientes típicos donde se encuentran las especies de *Aegla*: a. Río Mendoza (Mendoza) y b. Arroyo en Valle de Chaschuil (Catamarca)

Excepcionalmente, algunas especies son encontradas en cuevas de Brasil (Fernandes y col., 2013) y desde 320 m de profundidad en lagos de Chile (Bond-Buckup y Buckup, 1994). En estos ambientes algunas especies son cavernícolas obligadas (troglóbias, ej. *A. cavernicola* y *A. leptochela*) o facultativas (troglófilas, ej. *A. schmitti* y *A. rostrata*), resultando altamente endémicas (Rocha y col., 2010; Fernandes y col., 2013).

Los aéglicos presentan una importancia fundamental en las redes tróficas del ambiente en el que se encuentran debido a su funcionalidad, elevadas densidades poblacionales y valor nutricional (Williner y col., 2009). Ciertas especies realizan un cambio ontogenético de herbívoro-detritívoro a omnívoro (Burren y col., 2013),

representando un componente trófico clave de los ecosistemas en los que se encuentran. Por otro lado, ciertas especies de *Aegla* constituyen el componente más importante de la dieta del lobito de río patagónico o huillín *Lontra provocax* Thomas, 1908, representando hasta el 80% de los ítems alimentarios que consume este mamífero. Incluso se da la superposición de las distribuciones de ambos organismos en un 98% (Cassini y Sepúlveda, 2006). También en Brasil, cierta especie de *Aegla* constituyó alrededor del 70% de la dieta del lobito de río *Lontra longicaudis* Olfers, 1818 (Pardini, 1988). Además, componen una fuente alimentaria de gran relevancia para las "truchas" (*Salmo* sp.), peces introducidos en Argentina y Chile con propósito comercial y turístico-deportivo (Jara y col., 2006).

Entre los usos que se realizan de estos pseudocangrejos de agua dulce, se destaca su comercialización como organismos acuáticos ornamentales, tanto a nivel nacional (observación personal) como internacional. En este último caso, *Aegla* fue el grupo de mayor participación (más del 92%) dentro de los crustáceos decápodos que se comercializaron entre los años 2004 y 2009. Durante este período, fueron capturados en su totalidad de ambientes naturales y exportados principalmente a Japón y Chile (Panné Huidobro, 2010). Además, son utilizados como modelos en la confección de señuelos a ser implementados en la modalidad denominada "pesca con mosca", en la que se emplea una caña y señuelo artificial al que se le llama "mosca". Otro uso es el relacionado con el consumo culinario de estos organismos denominados "pancoras" en Chile, Bolivia (<http://www.guiaji.com.bo/leer/cangrejitos-de-tarija>) e incluso en la Patagonia argentina, apreciados por su alto valor nutricional (Pérez y Schuster, 2016). En relación a esto último, un dato anecdótico a mencionar es que es el ingrediente esencial de un plato tradicional boliviano, en base a lo que se filmó una película estrenada en el año 2005 (https://es.wikipedia.org/wiki/Sena/Quina,_la_inmortalidad_del_cangrejo).

Origen, distribución y diversificación de *Aegla*. Contexto histórico

El origen, la distribución y diversificación de *Aegla* han sido motivo de discusión. Respecto al origen de *Aegla* hay postuladas dos hipótesis alternativas que suponen por un lado un ingreso a través de la costa Atlántica de América del Sur (Schmitt, 1942; Ringuelet, 1949b; Morrone y Lopretto, 1994), y por el otro un ingreso chileno (Ortmann, 1902; Feldmann, 1984; Pérez-Losada y col., 2004). Schmitt (1942) sugirió para el grupo un origen marino y

Atlántico, colocando el centro de distribución en el noroeste argentino; afirmó que desde ese lugar los especímenes se dispersaron hacia Brasil y Chile a través de los drenajes de los ríos Paraná y Uruguay. En coincidencia, Ringuelet (1949b) a través de estudios biométricos, y Morrone y Lopretto (1994) basados en el análisis de trazos, argumentaron a favor de un origen Atlántico para *Aegla*. Por el contrario, Ortmann (1902) propuso un origen Pacífico para el grupo, explicando que *Aegla* habitaba Chile en los inicios del Paleógeno desde donde se dispersó hacia el norte de Argentina y el sur de Brasil. Asimismo, Feldmann (1984) expuso que el ancestro de *Aegla* evolucionó en un hábitat marino en la región del Indo-Pacífico, se dispersó hacia Chile y desde allí hacia el este y sur de América del Sur. Feldmann (1986) consideró ambas hipótesis como especulativas, pero basándose en el registro fósil hallado en Nueva Zelanda de una especie del Cretácico Superior, clasificada como la más antigua de la familia Aeglidae conocida hasta el momento (Feldmann, 1984), apoyó la hipótesis del ingreso Pacífico propuesta por Ortmann. Consecuentemente, la hipótesis mejor fundamentada en la actualidad acerca del ingreso del ancestro de *Aegla* en América del Sur es la hipótesis del origen Pacífico sustentada por evidencia molecular (Pérez-Losada y col., 2004) y fósil (Feldmann, 1984).

Hay un debate continuo en relación a cómo las historias biogeográficas y geomorfológicas determinan los patrones y rangos distribucionales de las biotas (Potter, 1997; Lovejoy y col., 1998). En el sur de América del Sur hay diversidad de cuencas hídricas importantes, como lo es por ejemplo, la cuenca de drenaje Paraná-Plata. Estas cuencas presentan historias intensas de actividades orogénicas y climáticas dinámicas en las que los crustáceos decápodos han evolucionado (Ringuelet, 1949b; Pérez-Losada y col., 2004; Collins y col., 2011; Oyanedel y col., 2011). Varios estudios descriptivos han considerado la distribución de los decápodos dulceacuícolas como exclusivamente delimitada por rasgos espaciales. Estos últimos fueron adjudicados a factores históricos relacionados con corredores de dispersión (Collins y col., 2002, 2009), modificaciones topográficas y la formación de ambientes acuáticos continentales causada por intrusiones marinas (Feldmann, 1984; Breinholt y col., 2009). También Ringuelet (1956) relacionó la distribución geográfica de ciertos crustáceos de Argentina exclusivamente con redes hidrográficas y/o a cambios fisiográficos y climáticos desarrollados en el pasado. Asimismo, Crandall y Buhay (2008) explicaron la distribución global de langostas en agua

dulce (incluidas las del sur de América del Sur) en relación con los cambios de drenajes de ríos durante el pre y post Pleistoceno. Por otro lado, Yeo y col. (2008) relacionaron la distribución actual de cangrejos tricodactílicos a patrones de dispersión y procesos de vicarianza producidos por las fases de elevamiento tectónico. Estos autores mencionaron que dicha distribución podría estar incluso influenciada por factores abióticos (como clima, hidrología, topografía y altitud) y bióticos (como vegetación y competencia interespecífica), sin embargo no proporcionaron evidencia para dicha aseveración. Por otra parte, Oyanedel y col. (2011) a una escala local atribuyeron los patrones de distribución geográfica actuales de los anomuros dulceacuícolas más australes del mundo (*Aegla alacalufi* Jara y Lopez, 1981 y *A. neuquensis* Schmitt, 1942), a la existencia de múltiples refugios glaciares formados durante el último máximo glacial (*Last Glacial Maximum* "LGM") y a capturas hidrográficas del último período glacial (*Late Glacial* "LG"). A una escala regional, Collins y col. (2011) postularon que la distribución actual de *Aegla* pudo haber estado influenciada por modificaciones geográficas del terreno y la formación de ambientes acuáticos continentales en el sur de América del Sur.

Las relaciones filogenéticas de las especies de *Aegla* han intrigado a los biólogos durante mucho tiempo (Morrone y Lopretto, 1994). Pérez-Losada y col. (2004) afirman que el conocimiento de la filogenia de un grupo es necesario para la realización de análisis apropiados sobre su origen, posición taxonómica, biogeografía, estado de conservación y delimitación de especies. Se han propuesto relaciones filogenéticas parciales para siete especies de *Aegla* de Argentina y Chile (Schuldt y col., 1988) y para 17 especies de Chile (Pérez-Losada y col., 2002b) en base a estudios morfológicos y de secuencias mitocondriales de ADN, respectivamente. Un estudio filogenético basado en la mayoría de las especies de *Aegla* ha sido realizado por Pérez-Losada y col. (2004). Estos autores hipotetizaron a través del mismo que el ancestro de *Aegla* habría colonizado por primera vez cuerpos de agua continentales durante una transgresión marina de la costa del Océano Pacífico hace aproximadamente 70 millones de años. Asimismo, observaron a una escala global que los patrones mixtos en la distribución actual de las especies de *Aegla* están relacionados con procesos de vicarianza y dispersión que tuvieron lugar durante la extensión/coalescencia de ciertos cuerpos de agua y sus drenajes, desarrollados a lo largo

del Pleistoceno. Dichos autores también relacionaron la distribución actual de *Aegla* a las fases orogénicas desarrolladas durante la formación de los Andes en el Oligoceno tardío.

Origen, distribución y diversificación de *Aegla*. Contexto ecológico

Complementariamente a las hipótesis sobre patrones distribucionales de decápodos basadas en fundamentos históricos, hay estudios que hacen hincapié en la incidencia del contexto ecológico. Por ejemplo, Murphy y Austin (2004) llevaron a cabo análisis filogenéticos de camarones del género *Macrobrachium* sugiriendo una historia compleja de dispersión a larga distancia, incluso a través de barreras biogeográficas impuestas por colisiones tectónicas y logrando superar condiciones ambientales adversas. Adicionalmente, Miserendino (2001) mostró que la distribución de *A. neuquensis* a una escala regional en ríos y arroyos de la Patagonia andina está influenciada principalmente por variables ambientales relacionadas a la velocidad de corriente, conductividad, tamaño del sustrato y abundancia de plantas acuáticas, y secundariamente a la latitud y temperatura del agua. Otro trabajo mostró a un nivel macroecológico que la distribución actual de decápodos dulceacuícolas de Argentina (langostas, camarones, cangrejos tricodactílicos y aéglidos), está en distintas medidas influenciada por factores espaciales (latitud y longitud) y condiciones ambientales locales determinadas por altitud, estabilidad del cuerpo de agua, rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range* "ATR"), pH y conductividad (Tumini y col., 2016).

Análisis biogeográfico

Una ciencia utilizada ampliamente para el estudio de la distribución de los organismos en espacio y tiempo es la biogeografía, que propone hipótesis acerca de los procesos que causaron sus patrones distribucionales y proporciona un sistema de regionalización biótica. Esta disciplina está integrada por contenidos de geografía, geología y biología y es puesta en práctica por sistemáticos, ecólogos, paleontólogos y geógrafos, entre otros (Morrone, 2004). Dentro de esta ciencia pueden distinguirse dos enfoques: el de la biogeografía ecológica y el de la biogeografía histórica o evolutiva. La primera generalmente analiza patrones de distribución individual o poblacional a escalas espaciales y temporales pequeñas. La segunda analiza patrones de distribución de especies y taxones

supraespecíficos a escalas espaciales y temporales mayores que aquellas de la biogeografía ecológica, más precisamente a una escala medidas en millones de años (Morrone, 2007).

Dentro de la biogeografía evolutiva surge la panbiogeografía, basada en el concepto de vicarianza (Croizat, 1958, 1964; Craw y col., 1999). El enfoque panbiogeográfico ha sido revisado por Morrone (2004), incluyendo definiciones de principios y métodos. Dentro de estos últimos, se destacan los trazos individuales y generalizados y los nodos. Un trazo individual es la unidad básica de un estudio panbiogeográfico y consiste en una línea recta que conecta las localidades puntuales de presencia (par de coordenadas geográficas) de una especie o taxón supraespecífico. Los trazos generalizados (TG) equivalen a los componentes bióticos y resultan de la congruencia topológica de trazos individuales, es decir, de la superposición a lo largo de la mayor parte del recorrido de los tramos que definen estos últimos. Los nodos, como uno de los aportes más importantes de la panbiogeografía, son áreas complejas y compuestas donde se superponen dos o más TG (Morrone, 2004).

Entre los métodos existentes para llevar a cabo un análisis panbiogeográfico, se encuentra el Análisis de Parsimonia de Endemismos (*Parsimony Analysis of Endemism* "PAE"). La aplicación de esta metodología permite construir cladogramas a partir de matrices de presencia-ausencia de especies y taxones supraespecíficos, obteniendo clados que pueden ser considerados como TG (Craw y col., 1999; Luna Vega y col., 2000; Morrone y Márquez, 2001). Al reemplazar los taxones terminales de los cladogramas taxonómicos por los componentes bióticos que ellos integran, es posible obtener un cladograma taxonómico de áreas. Estos últimos pueden ser empleados para su comparación a través de un análisis biogeográfico cladístico. De este modo, surge una forma de integrar ambas metodologías (panbiogeografía y biogeografía cladística) en un mismo análisis. Ambos enfoques resultan complementarios y es posible aplicarlos de manera integrativa como etapas diferentes, aunque sucesivas, de un mismo estudio (Morrone y Crisci, 1995; Crisci y col., 2000; Morrone, 2001a).

A lo largo de la última década, los análisis panbiogeográficos han sido usados para investigar diversos rangos de taxones en una amplia variedad de hábitats (Mayén-Estrada y Aguilar-Aguilar, 2012; Mercado-Salas y col., 2012; Ferretti y col., 2014; Heads, 2014; Ramírez-Barahona, 2015), como así también han sido integrados con análisis de

biogeografía cladística (Fernandez y col., 2012; Ferretti y col., 2012; del Río y col., 2015; Silva y Gallo, 2016). En relación a los patrones distribucionales de decápodos dulceacuícolas del sur de América del Sur, la panbiogeográfica ha sido utilizada en un único estudio (Morrone y Lopretto, 1994). El mismo utilizó el método de compatibilidad de trazos para analizar patrones de biogeografía histórica de Parastacidae (Astacidea), Aeglidae (Anomura) y Trichodactylidae (Brachyura). Sin embargo, no realizó un análisis de biogeografía cladística.

Estado de conservación de *Aegla*

La biodiversidad de *Aegla* corre gran riesgo, con 36,5% de sus especies en peligro de extinción (Bond-Buckup y col., 2008). Esta situación se relaciona principalmente con la estrecha distribución de sus especies y la rápida degradación de los hábitats dulceacuícolas donde se distribuyen, siendo necesario priorizar los esfuerzos para su conservación (Pérez-Losada y col., 2004; Bueno y col., 2007). Evidencia de ello fue presentada por Jara y col. (2006), quienes utilizando las categorías y criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (*International Union for Conservation of Nature - IUCN* 2012) calificaron a *A. conceptionensis* Schmitt, 1942 y *A. expansa* Jara, 1992 como "Extintas" y *A. papudo* Schmitt, 1942, *A. l. laevis* Latreille, 1818 y *A. spectabilis* Jara, 1986 como "En peligro crítico" en Chile. Adicionalmente, Magris y col. (2010) evidenciaron que *Aegla* tiene el número más alto de especies de crustáceos amenazadas en Brasil, debido al pequeño rango geográfico que ocupan sus especies y a la fragmentación que presentan los hábitats donde se distribuyen. Con la excepción de Bond-Buckup y col. (2008) y Pérez-Losada y col. (2009) hay escasez de información sobre el estado de conservación de *Aegla* en Argentina. Collins y col. (2011) plantearon que el estudio de la distribución de organismos acuáticos dulceacuícolas (incluido *Aegla*) constituye el primer paso para seleccionar áreas susceptibles que justifican esfuerzos de conservación.

Diversificación de *Aegla* y herramienta de análisis

Al abordar cuestiones relacionadas con la diversificación de *Aegla*, se obtiene que las relaciones sistemáticas de sus especies son poco claras (Martin y Abele, 1986; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2008) debido a la constante descripción de

nuevas entidades (Bond-Buckup y col., 2010). Asimismo, el origen monofilético de algunas especies ha sido motivo de controversia. Pérez-Losada y col. (2004) mediante un análisis filogenético afirmaron que *A. cholchol*, *A. franciscana*, *A. jarai*, *A. marginata*, *A. parana* y *A. platensis* representan especies múltiples. Giri y Collins (2014) observaron patrones clinales (cambios graduales de los rasgos morfológicos de una misma especie) debido a la influencia de condiciones del ambiente en la distribución de *A. uruguayana* atribuyéndolo a deriva génica. Marchiori y col. (2014, 2015) basados en divergencias genéticas y diferenciación en la forma del cefalotórax sugirieron que poblaciones de *A. longirostri* y *A. platensis* pueden estar formadas por especies crípticas (poblaciones de distintas especies sin distinción morfológica aparente). Lecointre y col. (2013) afirman que la incertidumbre acerca del origen de ciertas especies animales, la elevada diversidad de especies en una región y el alto grado de endemismo indicarían la formación de conglomerados (especies endémicas cercanamente relacionadas, ecológicamente diversas y relativamente numerosas en áreas cercanas), y este podría ser el caso de *Aegla*.

Contar con un concepto de especie claro y bien definido resulta fundamental para la delimitación precisa de las entidades taxonómicas. Esto también tiene incidencia en el progreso de los esfuerzos de conservación, ya que su propósito principal es proteger la mayor cantidad de diversidad biológica (~especies) posible (Wheeler y Meier, 2000). Tradicionalmente la metodología que se utiliza para delimitar las especies está basada en la morfología externa de los organismos, es decir, en la identificación de caracteres diagnósticos. Sin embargo, esta no resulta suficiente ni eficiente para una clasificación segura (Wiens y Servedio, 2000), siendo necesario integrar a la taxonomía fuentes adicionales de información como datos moleculares, biogeográficos, comportamentales, morfológicos y ecológicos (Jörger y Schrödl, 2013). Con el fin de evaluar variaciones de forma de *Aegla* y describir nuevas entidades, generalmente se han implementado estudios biométricos de ciertas estructuras corporales de estos organismos (Schmitt, 1942; Ringuelet, 1949a; Jara, 1982; Bond-Buckup y Buckup, 1994). Sin embargo, se presentan muchos inconvenientes en el uso de dicha metodología (Ortmann, 1902; Vaz-Ferreira y col., 1945; Schuldt y col., 1988) ya que la morfología de estos aeglidos es, a grandes rasgos, altamente conservativa dentro del género (Ringuelet, 1949b). Es por eso que la

diversidad de especies de *Aegla* podría estar altamente subestimada si se emplea para su clasificación un concepto morfoespecífico exclusivamente.

Cuando la diferenciación entre organismos de distintas especies no es evidente a través de caracteres taxonómicos, la Morfometría Geométrica constituye una herramienta robusta que permite la cuantificación y comparación de la variación de las formas entre poblaciones y especies (Rohlf y Marcus, 1993; Adams y col., 2004). En *Aegla* esta herramienta ha sido empleada en estudios de variación interespecífica, ontogenética, dimorfismo sexual y patrones clinales y evolutivos (Giri y Collins, 2004, 2014; Collins y col., 2008; Giri y Loy, 2008; Barría y col., 2011, 2014; Hepp y col., 2012; Marchiori y col., 2015).

Entonces...

En el marco de la presente Tesis Doctoral, se abordan aspectos distribucionales, filogenéticos, ecológicos, conservacionales y taxonómicos de los pseudocangrejos de agua dulce de la familia Aeglidae desde una perspectiva biogeográfica evolutiva. Con dicho propósito:

- Se analiza la distribución actual de *Aegla* en el sur de América del Sur a través de la aplicación de análisis panbiogeográfico y de parsimonia de endemismos.
- Se relaciona la distribución actual de *Aegla* en Argentina con ciertas condiciones ambientales locales.
- Se designan zonas prioritarias para la conservación de especies de *Aegla* en Argentina.
- Se estudia la variabilidad de formas interespecífica de *Aegla* en relación a nuevos registros para la familia.

Si bien algunos de estos aspectos han sido tenidos en cuenta en estudios previos, a partir de la publicación de los mismos se han descrito especies nuevas de *Aegla* y se han llevado a cabo varios estudios sobre su morfología, evolución, filogenia, conservación, ecología y fisiología, entre otros (ver Apéndice 2 y referencias bibliográficas citadas a lo largo de esta tesis). Dichos aspectos son tenidos en cuenta en el desarrollo de la presente Tesis Doctoral, como así también se incluyen especies potencialmente nuevas de *Aegla* y se

presenta una combinación exclusiva de distintos análisis. A continuación se plantean los objetivos e hipótesis que han servido de guía. Por último se esbozan algunas predicciones.

Objetivos

General

- Establecer patrones biogeográficos y filogenéticos de pseudocangrejos de agua dulce de la familia Aeglidae. Definir el estado de conservación de las especies y el nivel taxonómico de algunas poblaciones en Argentina.

Específicos

- Delinear las áreas de distribución de las especies del grupo bajo estudio.
- Identificar y contrastar los componentes bióticos.
- Construir un cladograma taxonómico de áreas.
- Analizar los factores ambientales en relación con la distribución de estos decápodos.
- Evaluar el estado de conservación de las especies del grupo bajo estudio.
- Definir áreas susceptibles y vacíos de conservación de *Aegla*.
- Proponer la conservación de áreas específicas.
- Estudiar la variación de forma en algunas poblaciones de *Aegla* de Argentina con caracteres diagnósticos inconsistentes respecto de las especies descritas.
- Dilucidar si algunas poblaciones de *Aegla* que poseen variaciones en la forma: constituirían una especie ya conocida ampliándose su distribución, se delimitarían como grupos con caracteres diagnósticos inconsistentes o se determinarían como especies nuevas.

Hipótesis

General

- Las cuencas hídricas del sur de América del Sur en las que los crustáceos decápodos del género *Aegla* habitan, presentan historias intensas de actividades orogénicas y climáticas, como así también variedad de condiciones ambientales actuales que definen sus patrones distribucionales y diversificación. Estos ecosistemas acuáticos están viéndose fuertemente afectados a causa del desarrollo humano, lo que pone en grave peligro de conservación a las especies.

Predicciones

- Los componentes bióticos estarán asociados a cambios tectónicos y climáticos como evidencia de su influencia en la distribución de *Aegla*.
- La distribución de *Aegla* en Argentina relacionada a factores ambientales de importancia permitirá hipotetizar sobre la influencia que tienen los mismos en las preferencias ambientales del grupo bajo estudio.
- Las especies de *Aegla* presentarán grandes vacíos de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

El número actualizado de especies de *Aegla* distribuidas en cuerpos de agua dulce de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay es 86 (la Figura 2 en "Introducción" de esta Tesis muestra el área de distribución actual de la familia Aeglidae). Este recuento incluye descripciones realizadas recientemente (Santos y col., 2009, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015; Bond-Buckup y col., 2010), en complemento con cinco especies asumidas como nuevas de Brasil (previamente publicadas, pero no descritas aún: Pérez-Losada y col., 2004; Fernandes y col., 2013) sumadas a dos especies nuevas (Pérez-Losada y col., 2004; Barber y col., 2012) y otras cuatro potencialmente nuevas de Argentina. Los datos de presencia de estas 86 especies fueron obtenidos a partir de 1144 sitios. En Brasil se registraron 52 especies en 386 localidades (Apéndice 1a), en Argentina 20 especies en 238 localidades (Apéndice 1b), en Chile 19 especies en 389 localidades (Apéndice 1c), en Uruguay cinco especies en 128 localidades (Apéndice 1d), en Bolivia dos especies en cuatro localidades (Apéndice 1e) y en Paraguay solo una especie en tres localidades (Apéndice 1f). Algunas especies fueron compartidas entre los diferentes países (Tabla 1).

Tabla 1 Lista de las especies de *Aegla* registradas en el sur de América del Sur

Especies de <i>Aegla</i>	Argentina	Bolivia	Brasil	Chile	Paraguay	Uruguay
<i>A. abtao</i> Schmitt, 1942	x			x		
<i>A. affinis</i> Schmitt, 1942	x			x		
<i>A. alacalufi</i> Jara y López, 1981				x		
<i>A. araucaniensis</i> Jara, 1980				x		
<i>A. bahamondei</i> Jara, 1982				x		
<i>A. brevipalma</i> Bond-Buckup y Santos, 2012			x			
<i>A. camargoi</i> Buckup y Rossi, 1977			x			
<i>A. carinata</i> Bond-Buckup y Loureiro, 2014						x
<i>A. castro</i> Schmitt, 1942			x			
<i>A. cavernicola</i> Türkay, 1972			x			
<i>A. cholchol</i> Jara y Palacios, 1999				x		
<i>A. conceptionensis</i> Schmitt, 1942				x		

<i>A. denticulata</i> Nicolet, 1849				x		
<i>A. expansa</i> Jara, 1992				x		
<i>A. franca</i> Schmitt, 1942			x			
<i>A. franciscana</i> Buckup y Rossi, 1977			x			
<i>A. georginae</i> Santos y Jara, 2013			x			
<i>A. grisella</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. hueicollensis</i> Jara y Palacios, 1999				x		
<i>A. humahuaca</i> Schmitt, 1942	x					
<i>A. inconspicua</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. inermis</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. intercalata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994	x					
<i>A. intermedia</i> Girard, 1855				x		
<i>A. itacolomiensis</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. jarai</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. jujuyana</i> Schmitt, 1942	x	x				
<i>A. laevis</i> Latreille, 1818				x		
<i>A. lancinhas</i> Bond-Buckup y Buckup, 2015			x			
<i>A. lata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. leachi</i> Bond-Buckup y Buckup, 2012			x			
<i>A. leptochela</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. leptodactyla</i> Buckup y Rossi, 1977			x			
<i>A. ligulata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. longirostri</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. loyolai</i> Bond-Buckup y Santos, 2015			x			
<i>A. ludwigi</i> Santos y Jara, 2013			x			
<i>A. manni</i> Jara, 1980				x		
<i>A. manuinflata</i> Bond-Buckup y Santos, 2009			x			
<i>A. marginata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			

<i>A. meloi</i> Bond-Buckup y Santos, 2015			x			
<i>A. microphthalma</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. muelleri</i> Bond-Buckup y Buckup, 2010			x			
<i>A. neuquensis</i> Schmitt, 1942	x			x		
<i>A. oblata</i> Bond-Buckup y Buckup, 2012			x			
<i>A. obstipa</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. occidentalis</i> Jara, Pérez-Losada y Crandall, 2003				x		
<i>A. odebrechtii</i> Müller, 1876			x			
<i>A. papudo</i> Schmitt, 1942				x		
<i>A. parana</i> Schmitt, 1942			x			
<i>A. parva</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. paulensis</i> Schmitt, 1942			x			
<i>A. perobae</i> Hebling y Rodrigues, 1977			x			
<i>A. pewenchaе</i> , Jara, 1994				x		
<i>A. plana</i> Buckup y Rossi, 1977			x			
<i>A. platensis</i> Schmitt, 1942	x		x		x	x
<i>A. pomerana</i> Bond-Buckup y Buckup, 2010			x			
<i>A. prado</i> Schmitt, 1942			x			x
<i>A. renana</i> Bond-Buckup y Santos, 2010			x			
<i>A. ringueleti</i> Bond-Buckup y col., 1994	x					
<i>A. rossiana</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. rostrata</i> Jara, 1977				x		
<i>A. saltensis</i> Bond-Buckup y Jara, 2010	x					
<i>A. sanlorenzo</i> Schmitt, 1942	x					
<i>A. scamosa</i> Ringuelet, 1948	x					
<i>A. schmitti</i> Hobbs III, 1979			x			
<i>A. septentrionalis</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994	x	x				
<i>A. serrana</i> Buckup y Rossi, 1977			x			

<i>A. singularis</i> Ringuelet, 1948	x		x			x
<i>A. spectabilis</i> Jara, 1986				x		
<i>A. spinipalma</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. spinosa</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>A. strinatii</i> Türkay, 1972			x			
<i>A. uruguayana</i> Schmitt, 1942	x		x			x
<i>A. violacea</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994			x			
<i>Aegla</i> n. spp. 1, 2, 3, 4.1 y 4.2			x			
<i>Aegla</i> n. spp. 5, 6, 7, 8, 9 y 10	x					

Los datos distribucionales de *Aegla* para Argentina fueron obtenidos a partir de estudios de campo llevados a cabo entre los años 2001 y 2014. El área de estudio comprendió el centro-norte del territorio argentino. Allí se establecieron tres transectas horizontales, ubicando localidades de colecta a lo largo de toda su extensión. A continuación se describen las tres transectas y sus particularidades (Figura 4):

1- Transecta norte. Incluyó la franja correspondiente a la porción superior de la cuenca del Río Paraná y sus tributarios, tramo inferior de la cuenca del río Paraguay junto a su valle aluvial, tributarios y humedales, río Pilcomayo, río Bermejo, cuencas de alta montaña, Laguna de los Pozuelos y porción superior de la cuenca del río Salado-San Lorenzo. En esta zona se muestrearon tanto cuerpos de agua contenidos dentro de áreas protegidas (Parque Nacional (PN) Iguazú en la provincia de Misiones, PN Baritú y PN El Rey, ambos en Salta), como por fuera de estas.

2- Transecta centro. Incluyó una franja trazada a lo largo del tramo medio de la cuenca del río Uruguay, Río Paraná, Laguna Mar Chiquita, arroyos y lagos de la precordillera y cordillera de La Rioja-San Juan. Algunos de los ambientes protegidos muestreados incluyeron los PN Quebrada del Condorito (provincia de Córdoba), PN El Palmar y PN Predelta, ambos en la provincia de Entre Ríos.

3- Transecta sur. Incluyó el tramo inferior de la cuenca del río Uruguay-Río de La Plata, Río Paraná y su delta, río Tercero, así como también ambientes acuáticos de San Luis, La Pampa y Mendoza.

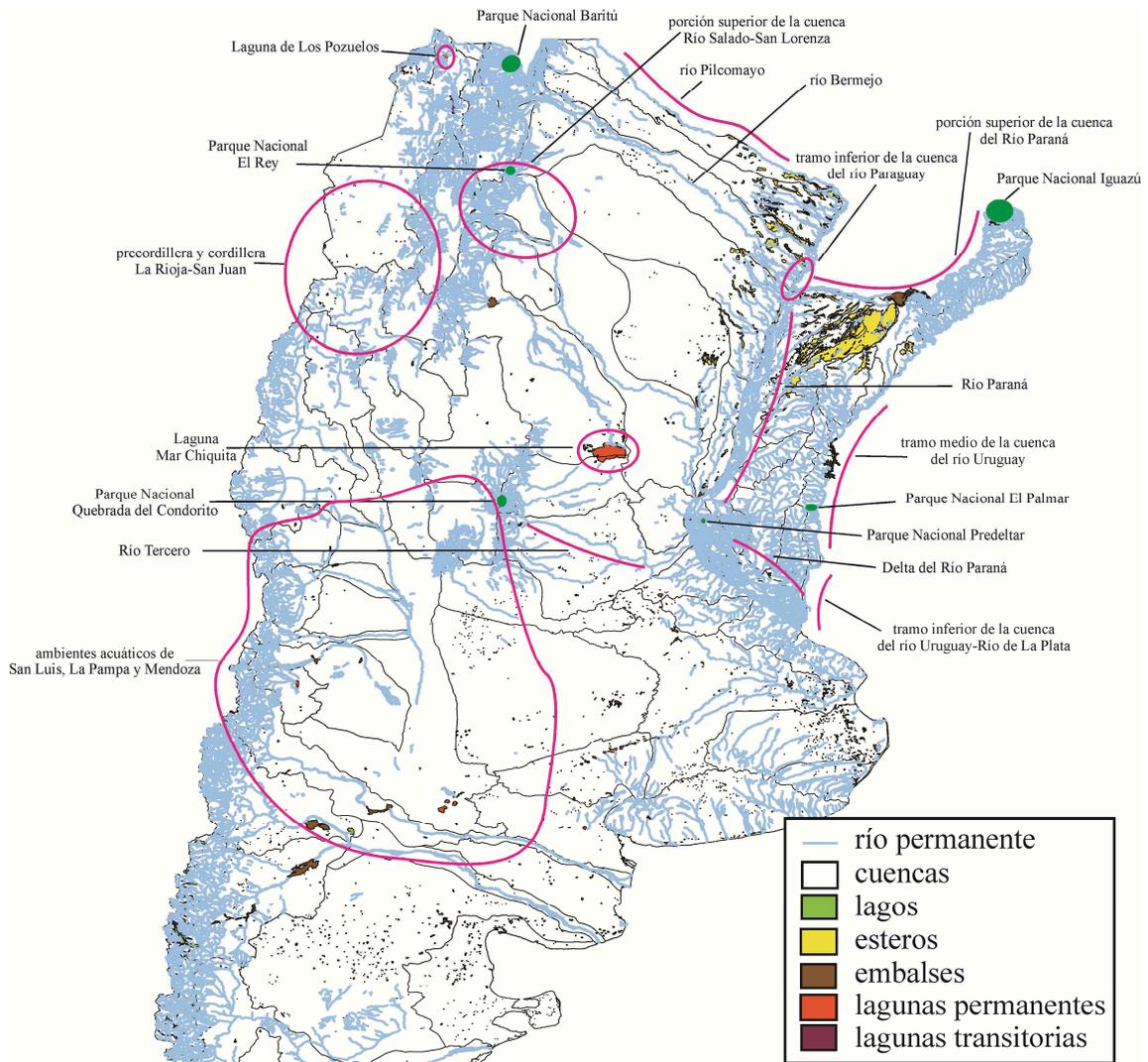


Figura 4 Transectas donde se llevaron a cabo los muestreos a campo en Argentina

A lo largo de estas transectas, los sitios muestreados fueron representativos de todas las zonas y hábitats: ríos, arroyos, costas con o sin vegetación, lagos, estanques, columnas de agua, cascadas, cuevas y fondos de arena, arcilla y/o rocas (Figura 5).



Figura 5 Cuerpos de agua muestreados en Argentina para la recolección de aéglidos

Los métodos de muestreo utilizados incluyeron redes de fondo y manuales, trampas de embudo, copos y recolección manual (Figura 6).



Figura 6 Métodos de muestreo utilizados para la recolección de aéglidos en Argentina: a y b- copos, c- manual, d- trampa de embudo

Las campañas de muestreo se realizaron durante períodos de temperaturas cálidas, correspondientes con la mayor actividad biológica registrada en aéglidos. Asimismo, estos períodos coincidieron con niveles hidrométricos bajos, caracterizados por una buena delimitación de los ambientes acuáticos, óptima accesibilidad a los mismos y disposición concentrada de los organismos. La selección del sitio puntual muestreado en cada cuerpo de agua dependió específicamente de su accesibilidad, mientras que la cantidad de ejemplares recolectados estuvo en dependencia de su disponibilidad. En los casos en que los organismos resultaron abundantes, el tamaño muestral se limitó a una cantidad máxima de 50 ejemplares adultos, aproximadamente. Esta cantidad estuvo definida por la necesidad de contar con un tamaño muestral (n) mínimo de 30 en los estudios de formas, y sobreestimando dicho n por el descarte de individuos que finalmente no servirían a tal fin

por presentar deformaciones o rupturas en el cefalotórax (ver capítulo 4 de esta Tesis Doctoral).

Los datos de coordenadas geográficas y altitud (msnm) de estos sitios fueron obtenidos mediante el uso de equipo digital Garmin Dakota 20, Kansas City, Missouri, U.S.A. Oportunamente se realizó la medición de los parámetros biológicos del cuerpo de agua, que incluyeron temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH y conductividad ($\mu\text{ cm}^{-1}$). Estos fueron obtenidos mediante instrumental de campo Hanna HI 98130 y HI 9146 Woonsocket, RI, U.S.A (Figura 7).



Figura 7 Medición en campo de los parámetros biológicos de los cuerpos de agua muestreados en Argentina

Una vez que las muestras se encontraron en el laboratorio, los organismos fueron examinados en su morfología externa mediante la clave para la identificación de las especies de *Aegla* propuesta por Bond-Buckup y Buckup (1994) y la descripción hecha por Bond-Buckup y col. (2010). Aquellas poblaciones cuyos caracteres diagnósticos coincidieron con la descripción de una especie conocida, fueron clasificadas como tal. Caso contrario, fueron denominadas como *Aegla* sp. Todas las poblaciones obtenidas de los muestreos a campo fueron sumergidas en alcohol etílico con una concentración del 96 % para su correcta conservación. Simultáneamente, fueron colocadas individualmente dentro de recipientes plásticos debidamente rotulados y depositados en la colección del Laboratorio de Macrocrustáceos del Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-

UNL), Santa Fe, Argentina. Durante los cinco años de desarrollo de la presente Tesis Doctoral, las muestras fueron revisadas periódicamente para mantener su buen estado de conservación (evitar la evaporación del alcohol, formación de hongos, etc.).

Los datos de presencia de aéglicos obtenidos de los muestreos a campo, fueron suplementados usando la información de colecciones de museos de Argentina (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires; Museo de La Plata, La Plata; Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe; Museo Provincial de Ciencias Naturales y Antropología "Prof. Antonio Serrano", Paraná; y Colección de Crustáceos del Instituto Miguel Lillio, Tucumán), Brasil (Laboratorio de Crustáceos de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Porto Alegre) y Alemania (Senckenberg Museum, Frankfurt). Además de los datos de muestreos a campo y museos, se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica para la familia en la totalidad de su rango distribucional (Apéndice 2).

A lo largo de este procedimiento de recolección de datos provenientes de distintas fuentes para la obtención de la distribución de las especies de *Aegla*, se encontraron ciertas dificultades asociadas a la ubicación geográfica precisa de las localidades de colecta. Es así que algunas muestras de aéglicos provenientes de museos y de la literatura, carecían de datos georeferenciados. Sin embargo, contaban con alguna descripción del sitio de proveniencia, como por ejemplo: "*A. rostrata* de Chile fue hallada en la orilla del lago Riñihue, 200 metros al sureste del nacimiento del río San Pedro" (Jara, 1977: 166). No obstante el difundido uso de los sistemas de información geográfica y gran variedad de instrumentos digitales disponibles, ciertas publicaciones más recientes (hechas a partir del año 2000), no se corresponden con una localidad puntual de presencia de *Aegla* (par de coordenadas geográficas), sino que se describen para un rango distribucional amplio (ej. una cuenca hidrográfica o la región geográfica de un país), incluyendo un conjunto de cuerpos de agua o incluso diferentes cuencas o sistemas de cuencas. En estos casos, la ubicación precisa de la localidad de colecta tuvo que ser calculada en base a una combinación de distintas fuentes de información (búsqueda web, consultas bibliográficas, comunicaciones personales con los autores, etc.) y los datos de coordenadas geográficas se obtuvieron a partir de Google Earth versión 7.1.5.1557. De este modo, se logró aprovechar la mayor cantidad de información disponible.

CAPÍTULO 1

Patrones distribucionales del género dulceacuícola *Aegla* (Crustacea: Decapoda: Anomura), endémico del sur de América del Sur

INTRODUCCIÓN

La distribución de una especie en dos áreas separadas puede deberse a que la misma se encontraba distribuida ampliamente cuando ambas zonas eran una sola (vicarianza) o que la especie se originó en alguna de las áreas a partir de la que se desplazó a la otra por dispersión (Morrone, 2002). La panbiogeografía se manifiesta como reacción al dispersalismo, basado este último en la idea de centros de origen a partir de los que las especies surgen, se distribuyen al azar atravesando barreras preexistentes y colonizan nuevas áreas (Darwin 1859; Wallace 1876). Una concepción alternativa contempla que vicarianza y dispersión estarían integradas y las distribuciones geográficas de las especies evolucionarían en dos etapas. Inicialmente se daría un proceso de dispersión favorecido por factores ecológicos y geográficos óptimos, caracterizado por la movilidad activa de los organismos y ocupación de todo el espacio disponible. Una vez consolidada esta etapa, la distribución de los organismos se estabilizaría e ingresaría en un periodo de inmovilidad. Es en este momento que las poblaciones quedarían restringidas a sectores determinados mediante el surgimiento de barreras geográficas, llevando consecuentemente a la diferenciación de las mismas en especies nuevas, dándose un proceso de vicarianza (Grehan, 1991).

La panbiogeografía forma el eje fundamental de la biogeografía histórica o evolutiva. Este enfoque enfatiza el papel de las dimensiones espaciales o geográficas (lugares y localidades) en la historia de la vida (Croizat, 1958, 1964) para el entendimiento de perspectivas presentes e interpretación de la evolución biológica (Craw y col., 1999). Las metodologías que incluye se basan en la representación de la distribución de diferentes grupos taxonómicos en mapas, a través de la creación de trazos individuales y generalizados (o componentes bióticos). La identificación de estos trazos se refiere a una conjetura sobre patrones de distribución actuales de biotas ancestrales con una historia biogeográfica común, lo cual resulta clave para comprender la evolución en espacio-tiempo. Su interpretación ha sido controversial y ha estado basada en procesos de vicarianza y/o dispersión (Craw, 1988a; Morrone, 2015b). La intersección de dos o más trazos generalizados (TG) constituye los nodos. Estos últimos representan áreas compuestas o complejas, caracterizadas por la presencia de endemismos, alta diversidad, límites poblacionales, disyunciones, divergencia de grupos monofiléticos, convergencia y

paralelismo (polifiletismo), anomalías (ausencia de taxones) ecológicas (ej. altitudinales), incongruencia y recombinación de caracteres, la presencia de especímenes difíciles de identificar y la presencia inusual de híbridos (Heads, 2004). Dichas áreas, pueden ser consideradas como puntos calientes (*hotspots*) y como áreas prioritarias para la conservación (Álvarez Mondragón y Morrone, 2004; Morrone, 2015b).

En principio, estos métodos panbiogeográficos permiten reconocer la homología espacial (biotas ancestrales) ordenando los taxones analizados de acuerdo con sus diferentes orígenes bióticos. A continuación pueden aplicarse los métodos cladísticos, con el objeto de determinar la secuencia de separación histórica de las áreas involucradas en cada una de las biotas ancestrales (Morrone, 2001b). La biogeografía cladística asume una correspondencia entre las relaciones taxonómicas y las relaciones de áreas, permitiendo obtener un cladograma taxonómico de áreas. Este enfoque se fundamenta en la búsqueda de un patrón en las relaciones entre las áreas de endemismo, que surja repetidamente en la filogenia de taxones diversos y que pueda relacionarse con eventos de la historia de la Tierra (Crisci y col., 2000). La aplicación de estos métodos constituye un punto de partida fundamental para analizar patrones de biogeografía histórica de los organismos. En consecuencia, la identificación de biotas y de los procesos que condujeron a su evolución resultan fundamentales para la realización de otros análisis más elaborados (Morrone, 2015b).

El origen, la distribución y diversificación de *Aegla* en ambientes dulceacuícolas del sur de América del Sur han sido discutidos por varios autores. Es por eso que constituye un excelente grupo para ser usado en análisis de trazos y estudios biogeográficos (Morrone y Lopretto, 1994). Asimismo, al ser *Aegla* un grupo con inconsistencias en la diferenciación de sus especies, se usa aquí la panbiogeografía para estimar si ciertas unidades taxonómicas estarían integrando complejos de especies. Estos últimos se corresponden con grupos genéticos o filotipos aislados aunque cercanamente relacionados cuyos miembros individuales pueden representar más de una especie y/o contar con un origen geográfico común (Fegan y Prior, 2005). Dentro de un complejo de especies puede distinguirse: especies hermanas (Knowlton, 1986), especies crípticas (Daniels y col., 2003; Bickford y col., 2007), conglomerados de especies (Lecointre y col., 2013) o especies anillo (Alcaide y col., 2014).

En el presente estudio se analiza la distribución de *Aegla* en el sur de América del Sur para probar: (i) que las relaciones entre sus aspectos biogeográficos y filogenéticos pueden ser clarificadas a través de la aplicación de análisis panbiogeográfico y biogeografía cladística, y (ii) que las especies de *Aegla* de amplia distribución y los complejos de especies son de mayor importancia que lo que se consideraba previamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y origen de los datos

Se utilizaron los datos correspondientes a la distribución de 86 especies de *Aegla* presentes en Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay (para mayor detalle consultar la sección "Materiales y Métodos" y la Figura 2 en "introducción" de esta Tesis Doctoral).

Análisis de los datos

Estudio panbiogeográfico

Inicialmente se llevó a cabo un análisis de trazos (Croizat, 1958, 1964). Este consistió en representar las localidades de presencia de cada especie sobre un mapa y conectarlas con líneas rectas llamadas trazos individuales (TI). Desde el punto de vista topológico, un TI es un árbol lineal o ramificado no enraizado que para n localidades contiene $n-1$ conexiones (Page, 1987). Los TI se diferencian de los mapas de distribución, ya que estos últimos engloban las localidades de un taxón mediante una línea que delimita un área (Grehan, 2001).

En cuanto a las unidades biogeográficas, fueron utilizadas las ecorregiones dulceacuícolas de Abell y col. (2008), correspondientes al área de estudio en el sur de América del Sur. Este mapa representa una herramienta útil para ser aplicada en estrategias de conservación a gran escala y para proveer información de base a escala global, a fin de incrementar el conocimiento biogeográfico dulceacuícola. Abell y col. (2008) definió las ecorregiones en base a la biogeografía de peces dulceacuícolas y procesos ecológicos de gran escala. Entre los estudios que incluyen su utilización, y de gran pertinencia para nuestro caso, se encuentra el trabajo de Pérez-Losada y col. (2009). Estos autores utilizaron

las ecorregiones para el establecimiento de áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* en el sur de América del Sur.

Las localidades puntuales de presencia de cada especie se dibujaron sobre mapas a través de ArcGis versión 10.1. Los trazos individuales fueron realizados en una etapa exploratoria a través del programa MartiTraks (Echeverría-Londoño y Miranda-Esquivel, 2011). Dicho algoritmo calcula los TI basándose en el método de árbol de tendido mínimo (*Minimum Spanning Tree* "MST"; Craw y col., 1999; Morrone, 2009, 2015b). Este procedimiento consiste en conectar con líneas rectas las localidades puntuales de presencia de un taxón, de modo que la suma de dichas líneas sea la más pequeña posible. Los segmentos dan forma o expresión al espacio y tiempo que media entre las localidades disyuntas (Craw y col., 1999). El método de árbol de tendido mínimo ha sido considerado como la primera formalización de la construcción de trazos (Page, 1987; Craw, 1988a, b; Morrone, 2004) y ha sido el más ampliamente utilizado (Morrone, 2015b).

El archivo de entrada en MartiTracks consistió en una matriz conformada por los datos distribucionales de las especies, representados por los valores de latitud y longitud. Estos registros fueron utilizados para calcular el MST o segmentos de cada especie. A modo general, una vez que se definen los TI, el método panbiogeográfico determina su congruencia espacial a fin de delimitar los TG, representando patrones generales de distribución. La congruencia es calculada como la distancia más corta desde un punto a un segmento, o como la intersección de dos segmentos. Cuando el algoritmo halla dos segmentos congruentes, conecta sus puntos a través de un nuevo MST. Finalmente, se crea un archivo de salida con extensión *kml* (*.kml) conteniendo toda esta información, para ser leído en Google Earth o programas de Sistemas de Información Geográfica (*Geographical Information System* "GIS").

En MartiTraks, los parámetros "*cut value*", "*lmin*", "*lmax*", "*lmax.line*" y "*min-SI*" son predefinidos de acuerdo a los niveles de congruencia requeridos por el operador. Es importante considerar que los valores de congruencia de cada parámetro dependen de los valores de los otros parámetros. La regla para dichos valores es $cut\ value < lmin < lmax < lmax.line$. El valor de corte o *cut value* es un valor real en el rango numérico de 0 a 360°. Este parámetro indica la mínima distancia Euclideana de separación entre dos puntos (localidades puntuales de presencia de una especie). El usuario define si

dos o más puntos individuales de presencia de una especie que se encuentren muy cercanos, pueden ser unidos en una única localidad al momento de generarse los MST, reduciendo de este modo la cantidad de puntos y consecuentemente, de segmentos generados. Un valor de corte correspondiente a 0° no unifica ninguna localidad, es decir que toma a cada localidad puntual de presencia como tal en su ubicación específica. Caso contrario, si se define un valor de corte de 360° , todos los puntos serán colapsados en uno sólo. Dicho parámetro puede reducir la redundancia inicial en un set de datos, acortando el tiempo utilizado en el cálculo de los MST. En este trabajo se probaron distintas combinaciones de los parámetros *cut value*, *lmin*, *lmax*, *lmax.line* y *min-SI*, respetando en todos los casos la regla de orden decreciente de los valores. Sin embargo, en todas las ocasiones se obtuvo la misma configuración de MST. Los arreglos obtenidos se caracterizaron por considerar un valor de centroide, o ubicación topológica central de un grupo de localidades de presencias cercanas, más allá de especificar distintos valores de corte. Esta situación pudo contemplarse incluso en caso de utilizar un *cut value* de 0° , cuando el programa tendría que haber tomado cada registro individual de presencia particularmente para pasar por ahí en el tendido del TI. Los archivos de salida obtenidos para cada especie, fueron ingresados en la aplicación Google Earth versión 7.1.5.1557 para su visualización en un mapa global.

Al modelarse los TI a través de un valor de centroide o ubicación topológica central de un grupo de localidades de presencias cercanas, lograron un recorrido en el que pasaron por ecorregiones que no deberían haber pasado en caso de trazarse a través de las localidades puntuales de presencia de cada especie. Igualmente se dio la situación contraria, es decir, lograron un recorrido en el que no pasaron por ecorregiones que deberían haber pasado. Para evitar este efecto no deseado, se crearon manualmente en ArcGis los TI, usando de guía la configuración de MST arrojada por MartiTraks. El procedimiento consistió en la elaboración de un polígono (archivo *shape*, *.shp) para cada especie de *Aegla* con dos o más localidades de presencia. Esto se realizó a través de ArcCatalog, considerando cada localidad particular, por más cercanas que hayan sido (Figura 1.1). Para asegurarse que la distancia de trazado entre dos localidades sea la mínima posible y llevar a cabo la metodología de MST, se utilizó la herramienta "*measure*" que cuantifica la distancia de separación entre dos puntos.

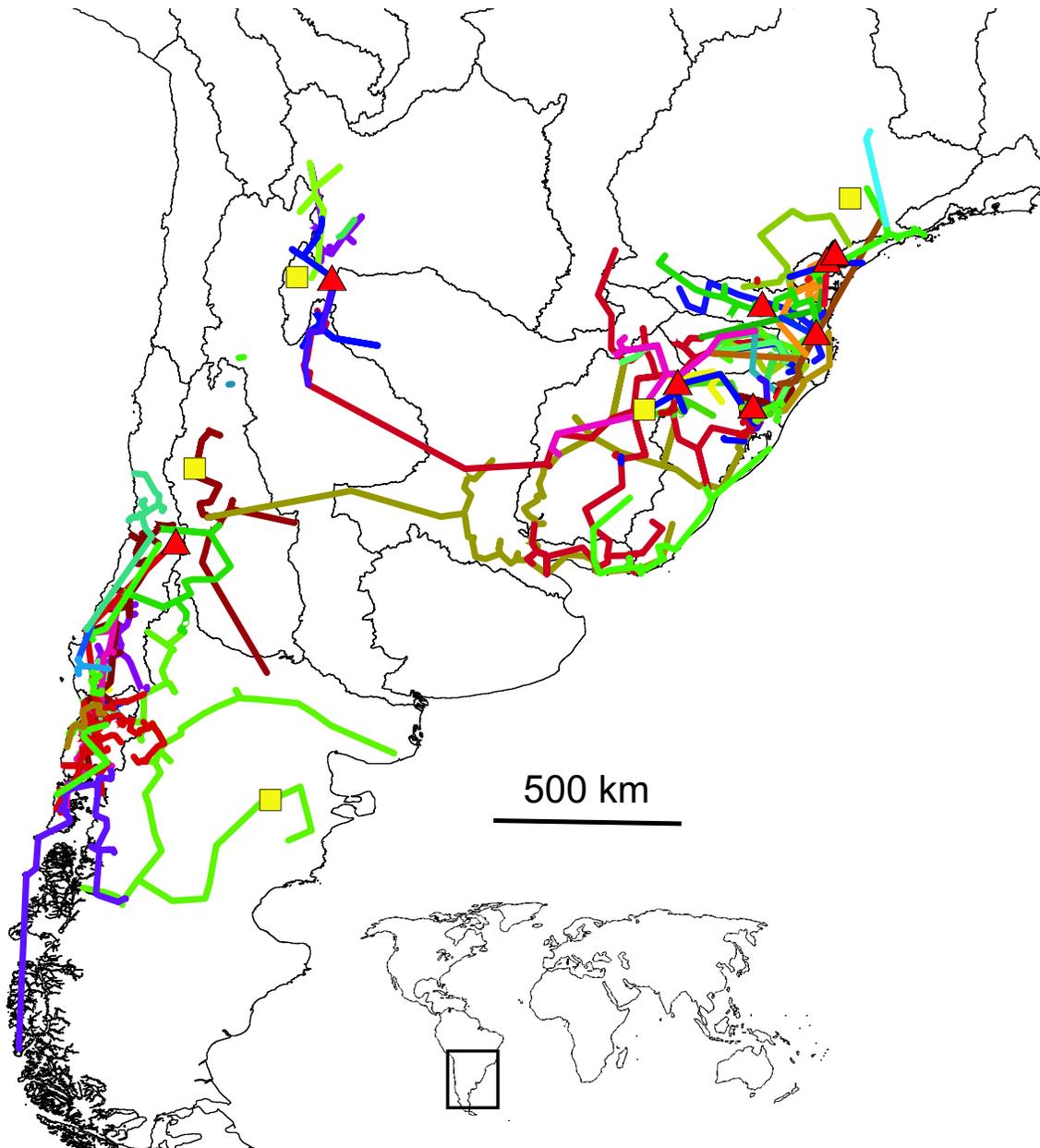


Figura 1.1 Mapa mostrando el área de estudio de *Aegla* en el sur de América del Sur y los trazos individuales contruidos para las especies con dos o más localidades de presencia. También se incluyen las especies con un único registro (triángulos: especies con un único sitio de presencia que sustentaron un trazo generalizado (TG); y cuadrados: especies con un único sitio de presencia que no sustentaron ningún TG). Las divisiones corresponden a las ecorregiones dulceacuícolas de Abell y col. (2008). El recuadro muestra la localización del área de estudio en un mapa mundial

de árboles para guardar por replicación de 10. Por último, se le indicó al programa que reemplace los árboles existentes.

Una vez obtenidos los árboles más parsimoniosos, fueron salvados en un archivo de extensión *.tre que fue analizado con el programa WinClada versión 1.0000 (Nixon, 2002) y se calculó el árbol de consenso estricto. Si bien este último podría haber sido obtenido a través del programa TNT, se optó por hacerlo a través de WinClada ya que permite diferenciar las sinapomorfías y las especies. En el árbol de consenso obtenido, se clasificó como TG a cualquier clado sustentado por al menos dos TI sinapomórficos compartidos en las unidades biogeográficas determinadas. Es decir, las áreas incluidas en cada clado sustentado por al menos dos trazos individuales, se conectaron como parte de un mismo trazo generalizado (Figura 1.2).

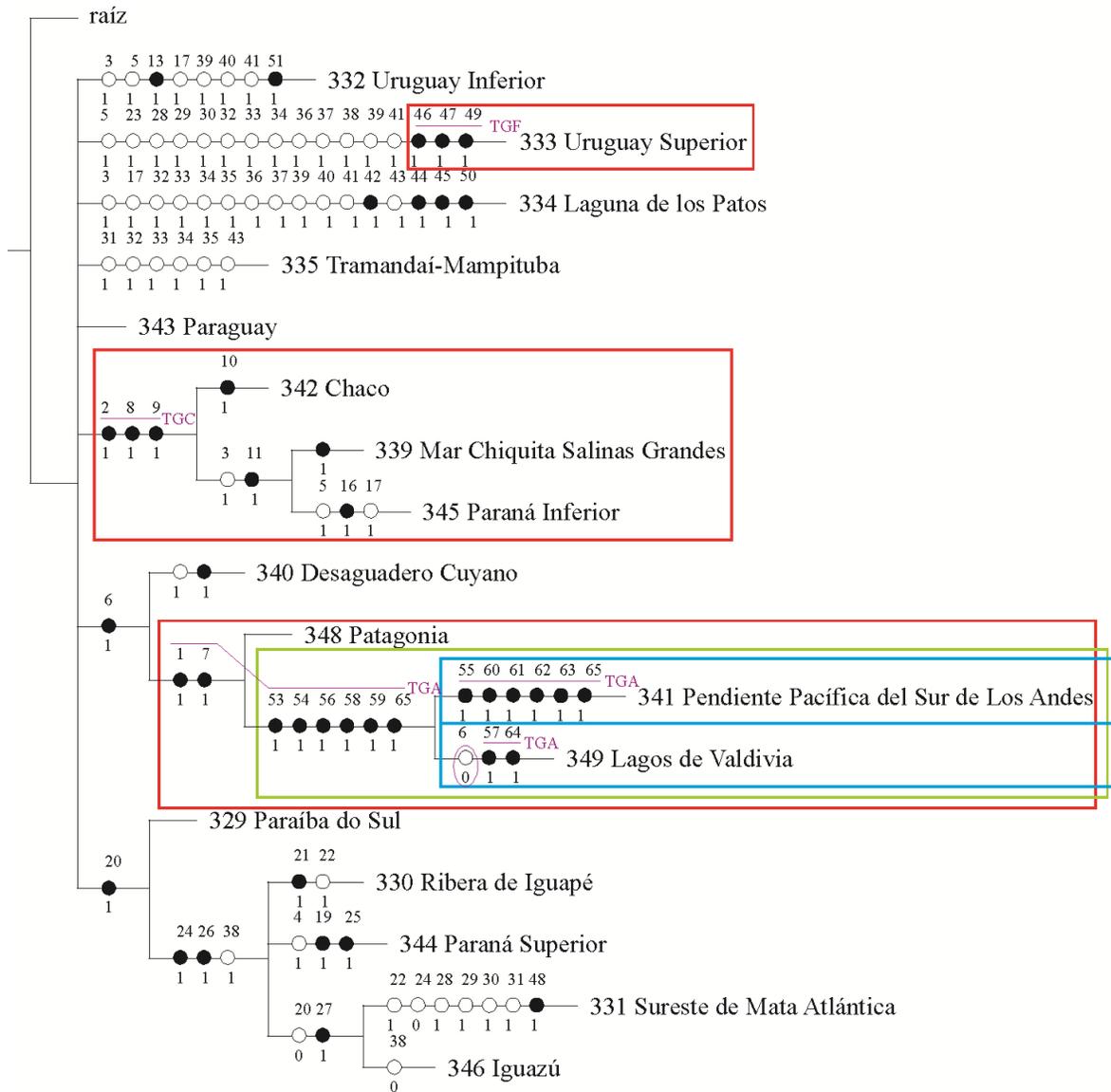


Figura 1.2 Árbol de consenso estricto que indica los trazos generalizados (TG) por autopomorfías (líneas gruesas de color púrpura), sustentados por las correspondientes especies (círculos rellenos de color negro y números del 1 al 66). El círculo de color púrpura indica regresiones, sinapomorfías que se han perdido (representadas con "0"). Las especies que definen las ramificaciones de cada gran clado (dentro de los cuadros de color rojo), forman parte del TG en cuestión, pero no lo definen

A continuación, se repitieron estos análisis desarrollando la metodología panbiogeográfica denominada "Análisis de Parsimonia de Endemismos (*Parsimony*

Analysis of Endemicity "PAE") con eliminación progresiva de caracteres" (Luna Vega y col., 2000; García-Barros y col., 2002). Dicha aproximación fue desarrollada por Luna Vega y col. (1999) con el objetivo que los caracteres derivados (sinapomorfías) aparezcan una única vez y no reviertan a "0". Esto se logró desactivando en la matriz de presencia-ausencia de trazos individuales de *Aegla* x áreas, a aquellas especies que resultaran sustentando los diferentes cladogramas más parsimoniosos en cada instancia de análisis, es decir, a los TI sinapomórficos que sustentaran los cladogramas más parsimoniosos (TG). De este modo, se obtuvo en cada análisis sucesivo una matriz reducida que fue analizada en busca de posibles nuevos clados sustentados por TI alternativos. Este procedimiento se repitió hasta que ya no se hallaran TG (Echeverry y Morrone, 2010).

La metodología empleada fue de gran utilidad para definir los TG de un modo preliminar. A continuación, fue combinado con un método manual de superposición de los TG obtenidos con los TI de cada especie, así como con los registros de aquellas especies con localidad de presencia única. En esta instancia, se controló si las trayectorias de algún otro TI coincidían topológicamente con las de los TG definidos, para evaluar si añadirlas a los mismos. Asimismo, aquellas especies cuyas localidades de presencia exclusiva se superpusieron con los TG previamente definidos, fueron incluidas como parte constituyente de los mismos. Inclusive se agruparon en un nuevo TG ciertas especies con un único registro de presencia, aunque muy cercano uno del otro. Esta alternativa fue llevada a cabo en busca de incluir en los TG la mayor cantidad de especies de *Aegla* posible. En este procedimiento, se asumió que una especie dada formaba parte constituyente de un TG, incluso si una pequeña fracción de los segmentos de su TI (menos de un 30%, aproximadamente), caía por fuera del área definida por dicho TG. En caso contrario, cuando el TI de una especie caía en una mayor parte por fuera del área definida por un TG, se consideró dicha especie como parte del TG si la porción en cuestión no se encontraba constituyendo otro/s TG (es decir, si no se superponía con otros TI). Las especies de amplia distribución, no fueron consideradas como parte integral de un TG cuando una gran fracción de sus localidades (> 70%) caía fuera del TG en cuestión. Sin embargo, dichas especies sí contribuyeron al TG (aunque no lo definieron), por lo que no fueron excluidas del análisis. Finalmente, se plasmaron en un mapa todos los TI que sustentaran la conexión de unidades geográficas identificadas como parte de un mismo TG y se graficó la

configuración final de estos últimos. Aquellas secciones de los TI que no se superpusieron, fueron eliminadas. Para concluir con la etapa de análisis panbiogeográfico, se identificaron nodos en las áreas donde se superpusieron dos o más TG (Figura 1.3).

Las especies de amplia distribución consideradas como representantes de especies crípticas por estudios previos (Marchiori y col., 2014, 2015) fueron tratadas aquí como una única especie, ya que no hay evidencia concreta para clasificarlas como especies independientes. Puesto que las especies de *Aegla* son por lo general altamente endémicas (Morrone, 1996), en este estudio se asumió que aquellas especies de amplia distribución serían más propensas a constituir complejos de especies. Es por ello que se evaluó si las mismas contribuyeron a uno o más trazos generalizados, sugiriendo apoyo u oposición, respectivamente, a su clasificación previa como complejos de especie: especies hermanas, especies crípticas, conglomerados de especies o especies anillo (Knowlton, 1986; Daniels y col., 2003; Fegan y Prior, 2005; Giri y José de Paggi, 2006; Bickford y col., 2007; Silva de Oliveira y col., 2012; Jörger y Schrödl, 2013; Lecointre y col., 2013; Alcaide y col., 2014; Davis y col., 2016).

Estudio de biogeografía cladística

Luego del análisis de trazos, se construyó un cladograma taxonómico de áreas que fue obtenido remplazando las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004) por los TG que dichas especies constituyeron en el análisis panbiogeográfico (Figura 1.4a). A partir de este cladograma, los TG (áreas) fueron codificados como caracteres, mientras que cada nodo fue considerado como ancestro hipotético y se clasificó como un componente (Figura 1.4b). En base a estos caracteres y nodos, se confeccionó una matriz de presencia-ausencia de trazos generalizados (filas) vs componentes del cladograma (columnas). Con este fin, se consideró que si un componente dado estaba presente en un clado, era codificado como "1" (Tabla 1.2). Seguidamente se aplicó un Análisis de Parsimonia de Brooks (*Brooks parsimony analysis* "BPA"; Wiley, 1988; Goyenechea y col., 2001). BPA usa datos de hipótesis filogenéticas en un análisis de parsimonia para reconstruir ya sea relaciones biogeográficas de áreas separadas, como relaciones de co-evolución entre especies habitantes de una misma área. La matriz obtenida

fue analizada con TNT (Goloboff y col., 2008) para obtener los cladogramas o árboles más parsimoniosos (Figura 1.3).

RESULTADOS

Estudio panbiogeográfico

Los TI obtenidos fueron 69, mientras que 17 especies de *Aegla* con una única localidad de presencia, no pudieron ser representadas por TI. Estas se correspondieron con las siguientes especies y países: *Aegla ringueleti*, *Aegla* n. sp. 6, *Aegla* n. sp. 7 y *Aegla* n. sp. 8 de Argentina; *A. georginae*, *A. leptochela*, *A. ludwigi*, *A. meloi*, *A. microphthalma*, *A. perobae*, *A. pomerana*, *Aegla* n. sp. 1, *Aegla* n. sp. 2, *Aegla* n. sp. 3, *Aegla* n. sp. 4.1 y *Aegla* n. sp. 4.2 de Brasil; y *A. intermedia* de Chile (Figura 1.1).

La superposición de 50 de dichos TI más los registros individuales de 12 especies con una única localidad de presencia, permitió la identificación de nueve TG abarcando 14 ecorregiones (Figura 1.3). No hubo registro de TG en Paraguay ni en el centro y noreste de Argentina.

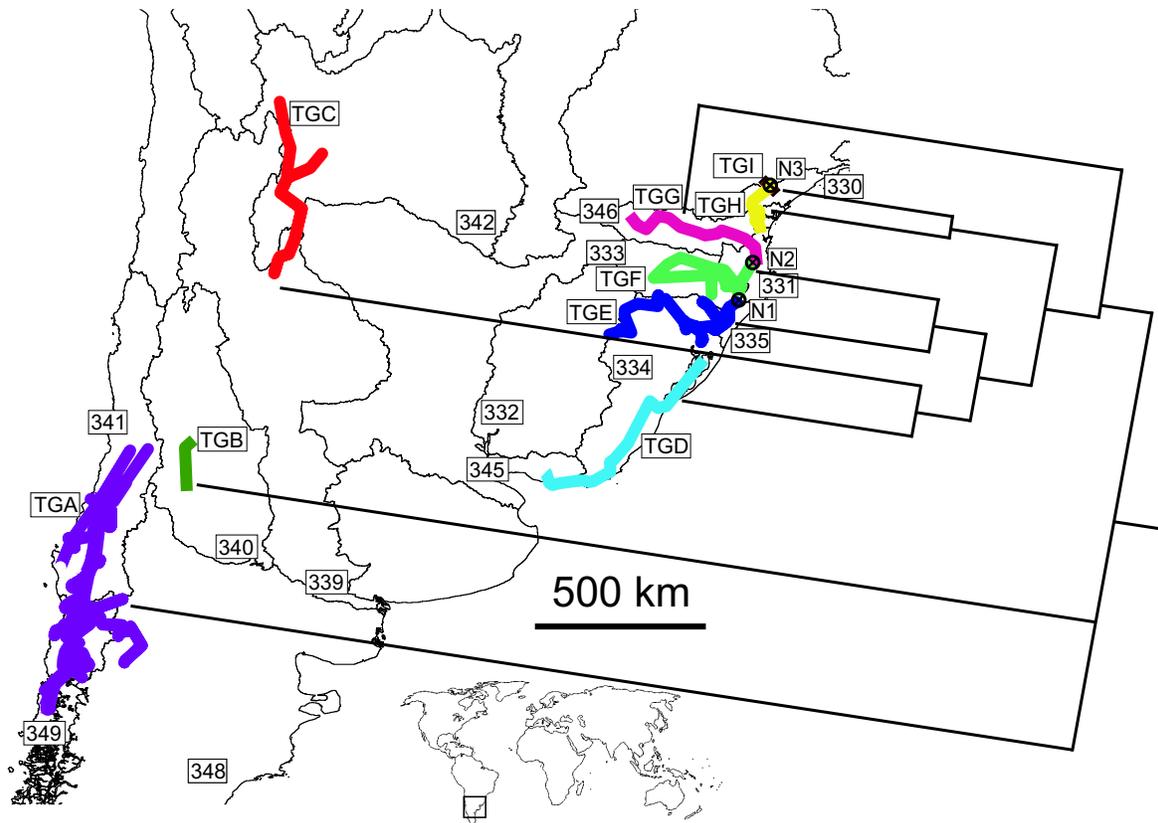


Figura 1.3 Mapa mostrando los nueve trazos generalizados (TGA-I) y tres nodos (N1-3), superpuestos con el cladograma de área (representado por ramas) obtenido a través del análisis de biogeografía cladística. Los números corresponden a cada ecorregión considerada en el estudio: 330) Ribera de Iguapé, 331) Sureste de Mata Atlántica, 332) Uruguay Inferior, 333) Uruguay Superior, 334) Laguna de los Patos, 335) Tramandaí-Mampituba, 339) Mar Chiquita Salinas Grandes, 340) Desaguadero Cuyano, 341) Pendiente Pacífica del sur de los Andes, 342) Chaco, 345) Paraná Inferior, 346) Iguazú, 348) Patagonia y 349) Lagos de Valdivia. El recuadro muestra la localización del área de estudio en un mapa mundial

Los TG y las unidades biogeográficas (ecorregiones) que correspondieron a cada uno de ellos son brevemente caracterizados a continuación (Figura 1.3):

- TGA. Trazo Patagonia Argentina-Chile. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Pendiente Pacífica del sur de los Andes, Patagonia y Lagos de Valdivia. Estuvo sustentado por 18 especies: *A. abtao*, *A. alacalufi*, *A. araucaniensis*, *A. bahamondei*, *A. cholchol*, *A.*

concepcionensis, *A. denticulata*, *A. expansa*, *A. hueicollensis*, *A. intermedia*, *A. laevis*, *A. manni*, *A. neuquensis*, *A. occidentalis*, *A. papudo*, *A. pewencha*, *A. rostrata* y *A. spectabilis*.

- TGB. Trazo Cuyano. Se extendió a lo largo de la ecorregión Desaguadero Cuyano. Estuvo sustentado por dos especies: *A. affinis* y *A. scamosa*.

- TGC. Trazo Argentina noroeste - Bolivia suroeste. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Mar Chiquita Salinas Grandes, Chaco y Paraná Inferior. Estuvo sustentado por siete especies: *A. humahuaca*, *A. intercalata*, *A. jujuyana*, *A. saltensis*, *A. sanlorenzo*, *A. septentrionalis* y *Aegla* n. sp. 6.

- TGD. Trazo Uruguay-Brasil. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Laguna de los Patos y Paraná Inferior. Estuvo sustentado por dos especies: *A. prado* y *A. uruguayana*.

- TGE. Trazo Río Grande. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Uruguay Inferior, Uruguay Superior, Laguna de los Patos y Tramandaí-Mampituba. Estuvo sustentado por 15 especies: *A. franciscana*, *A. grisella*, *A. inconspicua*, *A. inermis*, *A. itacolomiensis*, *A. leptodactyla*, *A. ligulata*, *A. longirostri*, *A. ludwigi*, *A. manuinflata*, *A. plana*, *A. renana*, *A. serrana*, *A. spinipalma* y *Aegla* n. sp 4.1.

- TGF. Trazo Santa Catalina. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Sureste de Mata Atlántica y Uruguay Superior. Estuvo sustentado por siete especies: *A. brevipalma*, *A. jarai*, *A. leachi*, *A. oblata*, *A. odebrechtii*, *A. pomerana* y *A. spinosa*.

- TGG. Trazo Santa Catalina-Paraná. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Sureste de Mata Atlántica e Iguazú. Estuvo sustentado por tres especies: *A. meloi*, *A. parana* y *A. parva*.

- TGH. Trazo Paraná-San Pablo. Se extendió a lo largo de las ecorregiones Ribera de Iguapé, Sureste de Mata Atlántica e Iguazú. Estuvo sustentado por dos especies: *A. marginata* y *A. schmitti*.

- TGI. Trazo San Pablo. Se extendió a lo largo de la ecorregión Ribera de Iguapé. Estuvo sustentado por seis especies: *A. leptochela*, *A. microphthalma*, *Aegla* n. sp. 1, *Aegla* n. sp. 2, *Aegla* n. sp. 3 y *Aegla* n. sp. 4.2. Este TG se basó en seis localidades de presencia puntuales ubicadas muy cercanas geográficamente, por lo que fueron unidas suponiendo que en el futuro más registros de presencia (poblaciones) podrían ser identificados para cada especie.

La superposición de estos nueve TG permitió la identificación de tres nodos, todos localizados en el sureste de Brasil (Figura 1.3):

- N1 se ubicó en los límites de los estados Río Grande del Sur y Santa Catalina, estando definido por los TGE y TGF (Río Grande y Santa Catalina, respectivamente).
- N2 se ubicó en el estado Santa Catalina, estando definido por los TGF y TGG (Santa Catalina y Santa Catalina-Paraná, respectivamente).
- N3 se ubicó en el estado de San Pablo, estando definido por los TGH y TGI (Paraná-San Pablo y San Pablo, respectivamente).

Las especies de *Aegla* que no sustentaron ningún TG fueron clasificadas dentro de los patrones distribucionales que se describen a continuación:

- Especies de amplia distribución presentes en varios TG. *Aegla platensis*, se distribuyó en el norte de Argentina, Uruguay, sur de Brasil y sureste de Paraguay, contribuyendo a los TGC, TGD, TGE y TGF. *Aegla camargoi*, del sureste de Brasil, contribuyó a los TGE, TGF y TGG.
- Especies de amplia distribución que no sustentan ningún TG. *Aegla singularis* se distribuyó en el noreste de Argentina, noroeste de Uruguay y sur de Brasil. Su TI contribuyó al TGF, pero no lo definió porque la extensión de su TI fue muy amplia y alcanzó otras ecorregiones alejadas del núcleo de la superposición de los TI que definieron el TGF.
- Especies cuyos TI no se superpusieron entre ellos ni con el/los de otra/s especie/s analizada/s en este estudio. *Aegla* n. sp. 5 y *Aegla* n. sp. 9 en el noroeste de Argentina y *Aegla* n. sp. 10 en el noreste de Argentina. *Aegla castro*, *A. cavernicola*, *A. franca*, *A. lancinhas*, *A. lata*, *A. loyolai*, *A. muelleri*, *A. obstipa*, *A. paulensis*, *A. rossiana*, *A. strinatii* y *A. violacea* en Brasil. *Aegla carinata* en el centro norte de Uruguay.
- Especies con una única localidad de presencia que no sustentaron ningún TG. *Aegla ringueleti* en el noroeste de Argentina; *Aegla* n. sp. 7 y *Aegla* n. sp. 8 presentes en centro oeste y Patagonia argentina, respectivamente. *Aegla georginae* y *A. perobae* distribuidas en el sur y sureste de Brasil, respectivamente.

Estudio de biogeografía cladística

Las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col., (2004) fueron relacionadas con los nueve TG (áreas codificados como caracteres A-I) que dichas especies constituyeron en el análisis panbiogeográfico (Figura 1.4a). Posteriormente, las especies fueron reemplazadas por las áreas, obteniendo un cladograma de áreas que contó con 23 componentes (nodos de cada clado; Figura 1.4b).

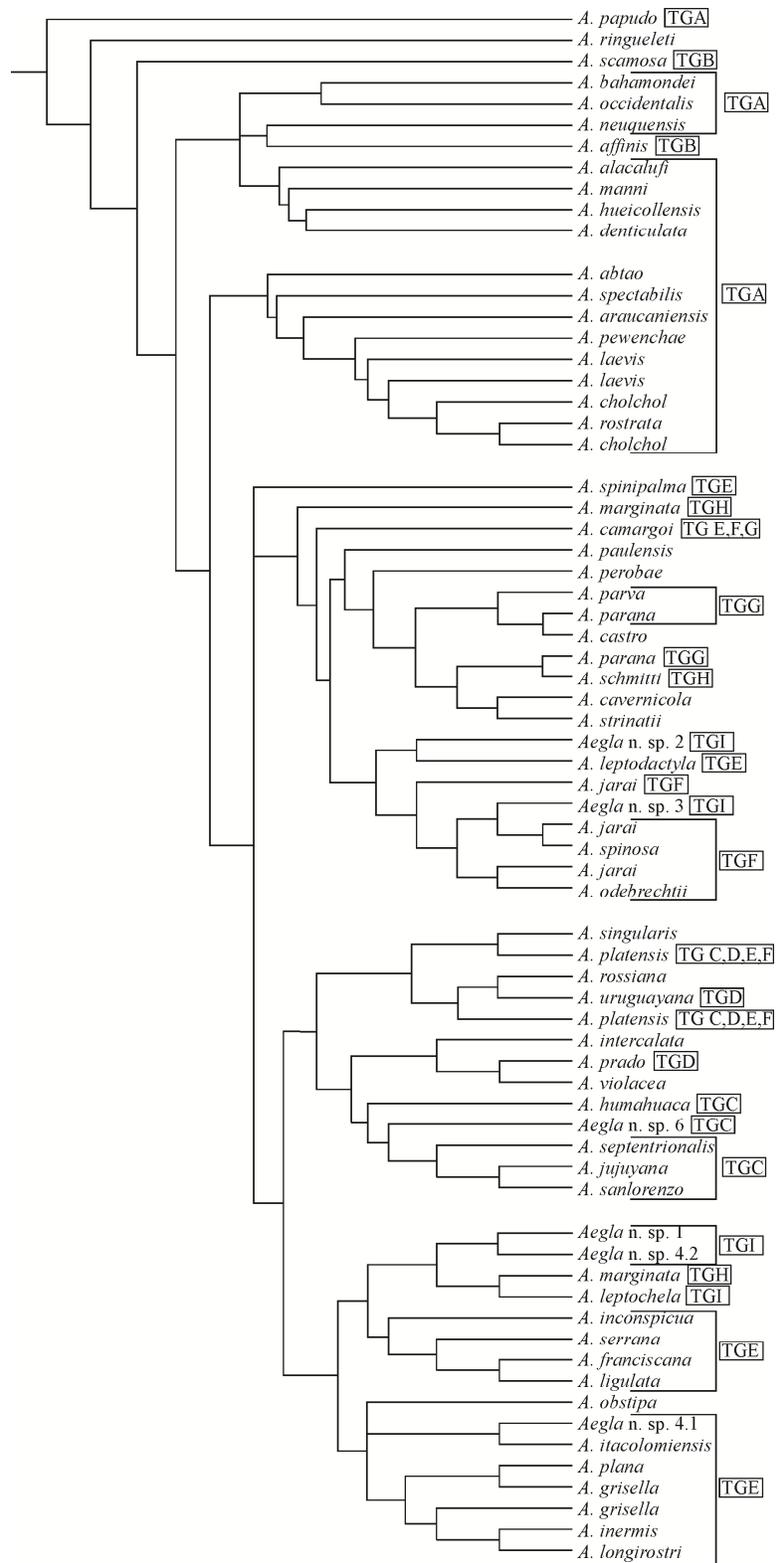


Figura 1.4a Cladograma taxonómico de áreas con las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004) y los trazos generalizados que dichas especies constituyeron en el análisis panbiogeográfico

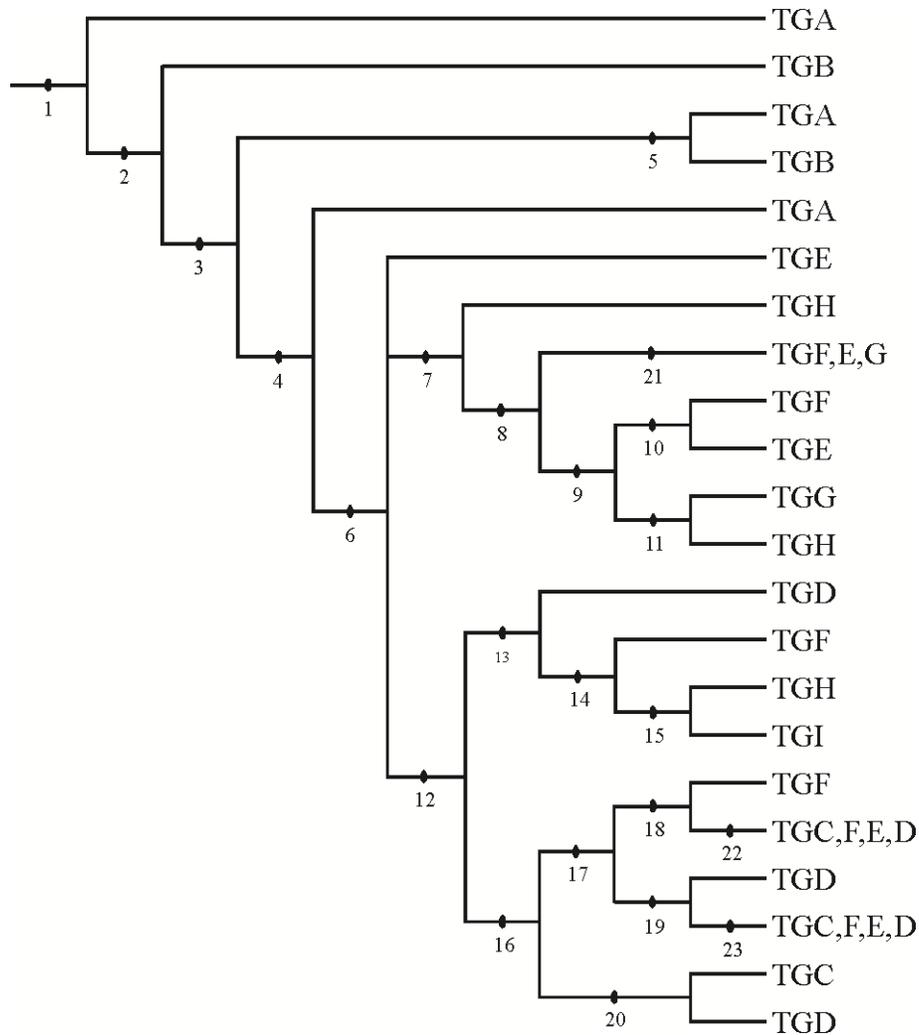


Figura 1.4b Cladograma de áreas obtenido reemplazando las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004) por los trazos generalizados que dichas especies constituyeron en el análisis panbiogeográfico. Los componentes se enumeraron del 1 al 23 y los trazos generalizados se representaron con las letras A a I

En base al cladograma de áreas, se confeccionó una matriz de presencia-ausencia de TG vs componentes de dicho cladograma. También se añadió un área externa hipotética con todas ausencias (codificada completamente con "0"), para enraizar el/los cladograma/s resultante/s (Tabla 1.2).

Tabla 1.2 Matriz de presencia-ausencia basada en los trazos generalizados (TGA-I) incluidos en cada componente (nodo basal de cada clado) del cladograma de áreas obtenido. El área externa hipotética con todas ausencias se define como "raíz"

Trazos generalizados	Componentes																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
raíz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1
D	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1
E	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
F	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1
G	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
H	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
I	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

El análisis cladístico basado en esta matriz arrojó dos árboles igualmente parsimoniosos. Estos se diferenciaron en la relación entre el Trazo Patagonia Argentina-Chile (TGA) y el Trazo Cuyano (TGB). Dicha diferencia se basó en que en uno de los árboles, estos TG resultaron en el mismo clado y como área hermana de todas las áreas restantes; mientras que en el otro árbol, el Trazo Cuyano fue basal y el Trazo Patagonia Argentina-Chile fue el área hermana de las áreas restantes. En base a estos dos árboles, se obtuvo un cladograma de áreas consenso que mostró una separación basal entre las tres áreas que se mencionan a continuación: 1- Patagonia Argentina-Chile, 2- Cuyo en centro oeste de Argentina, y 3- las restantes áreas en Argentina, Uruguay, Bolivia y Brasil (Figura 1.3).

Con respecto a las especies que conformaron los TG, aquellas que definieron los TGA y TGB estuvieron unidas a las restantes especies que conformaron los otros TG: primero estuvieron relacionadas con las ecorregiones Sureste de Mata Atlántica e Iguazú, en el sur de Brasil (TGG); luego, las especies del sur de Brasil que estaban más al norte, fueron agrupadas juntas (TGH-TGI), mientras que las especies uruguayas y del sur de Brasil que estaban distribuidas más al sur (TGD), se relacionaron con las especies del noroeste de Argentina y del suroeste de Bolivia (TGC); finalmente, las especies del sur de Brasil que estaban más al sur, se agruparon juntas (TGE-TGF; Figura 1.3).

DISCUSIÓN

En este estudio se halló, mediante un análisis panbiogeográfico, que las especies de *Aegla* de la Patagonia y centro oeste argentino estuvieron relacionadas de dos maneras diversas a las especies de la Patagonia chilena y del sur de Brasil. Por otro lado, las especies de *Aegla* del noroeste de Argentina-suroeste de Bolivia estuvieron relacionadas a las especies de Uruguay-sur de Brasil. Adicionalmente, los nodos hallados en el sur de Brasil definieron dicha área como un sitio de convergencia biogeográfica, de gran importancia para la conservación de *Aegla*. También se observó que algunas especies contribuyeron a más de un trazo generalizado, por lo que podrían constituir complejos de especies.

Heads (2004) postuló que la pertinencia de un análisis biogeográfico se basa en la identificación de nodos, no en la delimitación o verificación de alguna región. Sin embargo, en este estudio se halló sustento a la separación de las regiones Neotropical y Andina descritas previamente para el sur de América del Sur (Morrone, 2014, 2015a). Dicha relación es coincidente con la hallada por Pérez-Losada y col. (2004). Estos autores mostraron a través de un análisis filogenético que *Aegla* comprendió dos clados: uno basal, ubicado occidentalmente y formado por especies del sur de Argentina y Chile; y otro clado centro este más reciente, que incluyó especies del norte de Argentina, Uruguay y Brasil. Asimismo, el arreglo de las especies de *Aegla* del noroeste de Argentina-suroeste de Bolivia, apoyó la provincia biogeográfica de las Yungas (Morrone, 2014).

Este patrón de distribución discontinuo observado para *Aegla*, podría ser comparado con la distribución moderna de las coníferas del género *Araucaria*, en el sur de América del Sur. La distribución de estos vegetales fue moldeada por un fenómeno climático, que data desde el Triásico. En este sentido, Ledru y Stevenson (2012) postularon que las fases de expansión y retracción de los bosques de *Araucaria* en el sur de América del Sur, constituyen un buen bioindicador para detectar cambios en los sistemas dulceacuícolas. Estos autores expusieron que en Brasil y Chile, la localización actual de los bosques de *Araucaria* está definida por la intensidad y frecuencia de una disminución drástica de temperatura observada entre 85000 y 60000 años atrás, caracterizada por una expansión de hielo y descenso del nivel del mar cuantificado en unos 70 metros.

Algunos autores han discutido acerca de la relación entre la subregión Subantártica de la región Andina, comprendida por las Islas Juan Fernández en el océano Pacífico,

centro sur de Chile y Argentina e Islas Malvinas, y el dominio geográfico Paranaense de la región Neotropical, situada al noreste de Argentina, sureste de Brasil y este de Paraguay (Kuschel, 1960; Maury y col., 1996; Morrone, 2006). La asociación entre estas áreas puede estar relacionada a un clima templado prevalente en el sur de América del Sur durante el Paleógeno. Estas condiciones, permitieron la existencia de un bosque nuboso continuo de extensión más al sur que hoy día, alcanzando la parte norte de la Península Antártica (Morrone y Lopretto, 1994). Dicha gran área fue interrumpida por condiciones de frío y aridez, que comenzaron en el Oligoceno y Mioceno. En esos tiempos, los ancestros de Aeglidae radiaron en ambientes acuáticos (Feldmann, 1984). Posteriormente, pudieron moverse (dispersión) o quedar restringidos (vicarianza) a las zonas de mayor altitud donde algunas especies son halladas actualmente; de hecho *Aegla* es el decápodo dominante en los sitios más elevados del sur de América del Sur (Tumini y col., 2016). El proceso de diferenciación de las especies de *Aegla* comenzó en aquellas poblaciones originales y el elevado grado de endemismo observado actualmente, es el resultado de la pérdida de conectividad de los ambientes (Collins y col., 2011). La relación entre las subregiones Subantártica y Paranaense, también se encuentra sustentada por taxones que se distribuyen actualmente de manera disjunta en dichas áreas: las familias de coleópteros Belidae (Vanin, 1976) y Nemonychidae (Kuschel y May, 1997), así como una especie de opiliónidos (Maury y col., 1996).

La distribución disyunta de *Aegla* supone un origen incierto para el grupo. En relación a ello, hay dos hipótesis alternativas sobre su ingreso al sur de América del Sur: una entrada Atlántica (Schmitt, 1942; Ringuélet, 1949b; Morrone y Lopretto, 1994), y un ingreso Pacífico (Feldmann, 1984; Ortmann, 1902; Pérez-Losada y col., 2004). La panbiogeografía asume que los eventos de vicarianza y la expansión de los rangos distribucionales son los únicos procesos biogeográficos válidos para explicar las distribuciones bióticas (Morrone, 2015b). Por otro lado, en teorías dispersalistas, los nodos pueden representar centros de origen o barreras de dispersión; mientras que en teorías vicariancistas, pueden representar áreas de convergencia biogeográfica (Heads, 2004). Las suposiciones panbiogeográficas son opuestas al dispersalismo, que postula la evolución de organismos en centros de origen a partir de especies pre existentes y con habilidad para cruzar barreras, ocupando nuevas áreas donde se adaptan y evolucionan en nuevas especies

(Morrone, 2015b). Dentro de un marco dispersalista, Hummer y Hancock (2015) consideraron que el centro de origen de un grupo puede corresponderse con el área de mayor diversidad. En este estudio se halló que dicha área es el sur de Brasil, donde se ubicaron los nodos de *Aegla*. De este modo, se daría sustento a la hipótesis de origen Atlántico para el grupo. Feldmann (1986) consideró especulativas a las dos hipótesis existentes sobre el ingreso de *Aegla* al continente. No obstante, Feldmann (1984) se basó en el registro fósil de *Haumuriaegla*, nueva especie de Aeglidae, para apoyar el ingreso Pacífico. Por otro lado, Schmitt (1942) relacionó la forma del rostro de varias especies de *Aegla* con su distribución geográfica, clasificándolas como Atlánticas o Pacíficas. Con respecto a esta clasificación, Feldmann (1984) indicó que si bien dicha distinción no es probablemente lo suficientemente importante de destacar, *Haumuriaegla* debería clasificarse como de forma Atlántica, contradiciendo la afirmación previa sobre su ingreso Pacífico. En este contexto, se cree que la historia de la vida es reticulada (Brooks, 2004), por lo que no deberíamos reducir las explicaciones exclusivamente a un enfoque de dispersión o de vicarianza, sino que lo ideal sería integrar ambos procesos en un mismo modelo que nos permita entender la evolución de la distribución de *Aegla*. La datación de los linajes sería muy útil para lograr identificar cenocrones, que son los subconjuntos bióticos que se encuentran dentro de una biota y que presentan origen biótico e historia evolutiva común (Morrone, 2009). Los datos fósiles también deberían ser usados (Morrone, 2009), no sólo para permitir el refinamiento de hipótesis sobre dispersión y vicarianza, sino también para distinguir casos de pseudo-congruencia (Donoghue y Moore, 2003). En conclusión, debido a la ausencia de una hipótesis basada en datación filogenética, se cree que el origen Atlántico o Pacífico de *Aegla* permanece como una inquietud sin definir.

Pérez-Losada y col. (2009) investigaron la distribución y diversidad genética de *Aegla* con propósitos conservacionales. Estos autores identificaron las ecorregiones de Laguna de los Patos, Sureste de la Mata Atlántica (sureste de Brasil), Pendiente Pacífica del sur de los Andes (centro de Chile), Lagos de Valdivia (sur de Chile) y Paraná Inferior (norte de Argentina y sur de Uruguay-Paraguay), como áreas prioritarias para la conservación. Dichas áreas fueron también muy importantes en este estudio, ya que se obtuvieron TG en todas ellas y nodos en la ecorregión Sureste de la Mata Atlántica. Sin

embargo, no fueron hallados trazos generalizados ni nodos en Paraguay, lo cual podría deberse al escaso número de registros geográficos disponibles. Coincidentemente con la localización de los tres nodos hallados en este estudio, Pérez-Losada y col. (2009) hallaron que el sur de Brasil sustenta el mayor índice de diversidad y endemismo de *Aegla*. La complejidad de dicha región puede ser explicada por la captura y desintegración de las cabeceras de los drenajes, que se dieron debido a la elevación final de la Sierra del mar. En concordancia con Pérez-Losada y col. (2009), se asume que dichos eventos modificaron el curso superior de los tributarios ubicados al este de los ríos Paraná y Uruguay en el Paleoceno, y los pequeños ríos de intermontaña que fluyen hacia el este donde se encuentra *Aegla*, contribuyendo a su diversificación (Santos y col., 2012, 2013, 2014). De hecho, el eje constituido por los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay es el principal corredor de dispersión a través del que *Aegla* y cangrejos tricodactílicos pudieron haber invadido los sistemas continentales desde los bosques Amazónico y Atlántico a partir del Mioceno superior (Ringuelet, 1956; Collins y col., 2009). Otros eventos geo-climáticos desarrollados en la región Neotropical desde la era Mesozoica, afectaron esta región de diferentes formas y con distintas intensidades. Algunos ejemplos de ello son la deriva continental entre América del Sur y África, la elevación de la cordillera de los Andes, cambios climáticos, ingresiones marinas, levantamientos y agrietamientos. Dichos fenómenos, marcaron cambios en las cuencas de drenaje de los ríos Amazonas, Magdalena, La Plata y Orinoco, como así también influyeron en los paleo drenajes de ríos más pequeños del margen este de la Plataforma de América del Sur (Potter, 1997; Ribeiro, 2006), afectando consecuentemente la biogeografía de *Aegla* (Collins y col., 2011).

Además de las hipótesis sobre los patrones distribucionales actuales de los aéglicos basadas en fundamentos históricos, existen supuestos fundados en factores ambientales de relevancia. Tal es el caso de Miserendino (2001), que mostró a un nivel regional que la distribución de *A. neuquensis* estaba afectada por variables ambientales de ríos y arroyos de la Patagonia andina. Asimismo, Tumini y col. (2016) evidenciaron a un nivel macroecológico, la influencia de varios factores ambientales como determinantes de la distribución actual de *Aegla* en Argentina.

Las especies de *Aegla* son por lo general altamente endémicas (Morrone, 1996), por lo que en este trabajo se asumió que las especies ampliamente distribuidas y/o aquellas que

contribuyeran a más de un trazo generalizado, serían más propensas a constituir complejos de especies (especies hermanas/crípticas/conglomerados de especies o anillo), sugiriendo un origen no monofilético para el taxón en cuestión. Esta idea se basó en que entre los criterios no morfológicos/genéticos utilizados para definir las especies dentro de un complejo, se incluyen sus patrones distribucionales (Knowlton, 1986), caracterizados por ser acotados o discretos (Bickford y col., 2007; Davis y col., 2016). Esto es particularmente de importancia para los grupos taxonómicos con escasas habilidades de dispersión (Jörger y Schrödl, 2013), como es el caso de los aéglicos. El origen monofilético de *A. cholchol*, *A. franciscana*, *A. jarai*, *A. longirostri*, *A. marginata*, *A. parana*, *A. platensis* y *A. uruguayana*, ha sido motivo de discusión entre distintos autores (Pérez-Losada y col., 2004; Giri y Collins, 2014; Marchiori y col., 2014, 2015; ver sección "Diversificación de *Aegla* y herramienta de análisis" en "Introducción" de esta Tesis). En Chile, *A. cholchol* se encontró sustentando el TGA, mientras que en Brasil, *A. franciscana* y *A. longirostri* sustentaron el TGE y *A. jarai* el TGF. Dichas especies mostraron una distribución ajustada a cada trazo generalizado que definieron, sustentando la designación de sus poblaciones a cada especie. Por otra parte, *A. marginata* y *A. parana* en Brasil, sustentaron respectivamente los TGH y TGG, mostrando la mayoría de sus poblaciones una distribución ajustada a estos últimos. Sin embargo, tres localidades de presencia de estas dos especies estuvieron alejadas de su núcleo distribucional y no se ajustaron a cada TG. Estas localidades se mencionan a continuación: un registro de *A. marginata* al suroeste del estado de Santa Catalina (Bond-Buckup y Buckup, 1994), localizado a una distancia en línea recta de 400 km aprox. al suroeste de la población más austral registrada para la especie (al noreste del estado de Santa Catalina); y dos registros de *A. parana* al oeste del estado de Paraná (Bond-Buckup y Buckup, 1994), localizados a una distancia en línea recta de 156 km aprox. al noroeste de la población más occidental registrada para la especie (al suroeste del estado de Paraná). Estas localidades alejadas podrían estar indicando un complejo de especies. Es por ello que su clasificación dentro de cada especie, amerita mayor exploración. *Aegla platensis* y *A. uruguayana* se destacaron por presentar las áreas de distribución más extensas dentro del género. *Aegla platensis* mostró una amplia distribución en el norte de Argentina, Uruguay, sur de Brasil y sureste de Paraguay. Dentro de esta zona mostró pertenencia a varios trazos generalizados (TGC, TGD, TGE y TGF), lo cual puede estar sugiriendo apoyo a la

clasificación realizada por estudios previos como un complejo de especies. *Aegla uruguayana* se distribuyó al noreste, centro y centro oeste de Argentina, sur y norte de Uruguay y sur de Brasil. Este taxón sustentó el TGD, ya que su distribución se superpuso a lo largo del TI de *A. prado*, al este de Uruguay-sureste de Brasil. Sin embargo, la mayor parte de los segmentos del TI de *A. uruguayana* no se superpusieron con los del TI de *A. prado*, ni con los de ninguna otra especie de *Aegla*. Esto sugiere apoyo a la idea que *A. uruguayana* sería parte de un complejo de especies, lo que debería abordarse en futuros estudios.

Aegla camargoi en el sur de Brasil y *A. singularis* en el noreste de Argentina, norte de Uruguay y sur de Brasil, no han sido cuestionadas por su origen monofilético en estudios previos. Sin embargo, en este trabajo se observó que *A. camargoi* contribuyó a los TGE, TGF y TGG. En el caso de *A. singularis*, si bien contribuyó al TGF, no lo definió porque la mayor parte de los segmentos de su TI alcanzaron otras ecorregiones alejadas del núcleo de dicho TG. Estas observaciones podrían estar alentando la categorización de estas dos especies como parte de un complejo de especies. Es por esto que la diversidad poblacional de *A. camargoi* y *A. singularis* amerita mayor exploración a través de análisis genéticos, morfológico y/o sobre su historia natural.

La mayoría de las especies de *Aegla* tienen hábitos superficiales, siendo halladas en lagos, arroyos y ríos (Bond-Buckup y Buckup, 1994). Sin embargo, hay siete especies que son cavernícolas obligadas, es decir troglobias, y otras dos que son facultativas, es decir troglófilas. Seis de las siete especies troglobias (*A. leptochela*, *A. microphthalma*, *Aegla* n. sp. 1, *Aegla* n. sp. 2, *Aegla* n. sp. 3 y *Aegla* n. sp. 4.2) fueron agrupadas en sustento del TGI. La restante especie troglobia, *A. cavernicola*, y una de las especies troglófilas, *A. strinatii*, no se superpusieron entre sí, ni con ninguna de las otras especies analizadas en este estudio. Todas estas especies son endémicas de Alto Ribera en la cuenca hidrográfica de la Ribera de Iguapé, al sur de Brasil (Rocha y col., 2010; Fernandes y col., 2011). En estos ambientes, dos especies troglófilas adicionales (*A. marginata* y *A. schmitti*) fueron halladas en simpatría con las siete especies troglobias. Fernandes y col. (2013) explicaron que los individuos de estas dos especies transitan libremente entre el entorno superficial y subterráneo, siendo capaces de establecer poblaciones autosustentables en ambos ambientes. Lo mismo sucede con las poblaciones troglófilas de *A. rostrata*, colectadas

desde la zona litoral hasta profundidades de 320 m en cuevas del río Huanahué, que sustentaron el TGA al sur de Chile (Jara, 1977). Fernandes y col. (2013) afirmaron que las especies troglobias son altamente endémicas y presentan distribución alopátrica, ya que sus localidades de presencia están restringidas exclusivamente a cada una de sus respectivas localidades tipo. Además, la dispersión subterránea estaría limitada por barreras estratigráficas y por la escasa vagilidad de los juveniles. Sin embargo, estos autores estimaron que algunos individuos podrían efectivamente desplazarse a lo largo de este ambiente. La especie troglobia *A. cavernicola* sustenta dicha suposición, ya que fue registrada en dos sitios (localizados a una distancia en línea recta de 160 km aproximadamente), siendo representada en este estudio por un TI. En complemento, Bueno y col. (2010) consideraron que hay gran potencial para el descubrimiento de nuevas especies y nuevas poblaciones de las especies conocidas que habitan ambientes tanto superficiales como subterráneos y que aún no han sido explorados en Alto Ribera. Estas afirmaciones sustentan el agrupamiento realizado en este estudio de las seis especies troglobias en un mismo TG.

No obstante los análisis de trazos y las aproximaciones panbiogeográficas han tenido críticas controversiales acerca de su efectividad (Ferrari y col., 2013; Waters y col., 2013; Heads, 2014; Morrone, 2015b), los hallazgos alcanzados en este estudio sugieren que pueden representar herramientas adecuadas para detectar patrones generales de dispersión-vicarianza y ayudar a identificar áreas para la conservación de biodiversidad (nodos). Además, Morrone (2015b) postuló que el análisis de trazos es un método útil para la identificación de biotas y puede constituir el primer paso de un estudio de biogeografía evolutiva. De igual modo, los análisis aquí realizados contribuyen en ampliar el conocimiento de este grupo único entre los crustáceos decápodos y permite un mejor entendimiento de sus patrones distribucionales e historia biogeográfica. Un estudio como este, provee una base para futuros trabajos sobre biogeografía y conservación de *Aegla* y contribuye en la expansión del conocimiento de la historia biogeográfica de los sistemas dulceacuícolas del sur de América del Sur. Otros estudios deberían ser desarrollados con el fin de proveer análisis más detallados y actualizados dentro de los complejos de especies y las especies troglobias, así como estudios de otros aspectos relevantes de *Aegla* a nivel

taxonómico, ecológico, filogenético, histórico y de aspectos evolutivos, incluyendo todas las especies utilizadas en este estudio.

La cantidad de información que aquí se analiza es muy alta y resulta novedosa para *Aegla*, ya que no hay precedentes de un estudio similar. En ese sentido, Echeverry y Morrone (2010) indicaron que la cantidad de información analizada juega un rol muy importante y es deseable contar con la mayor cantidad de datos distribucionales posibles para obtener patrones históricos sustentados correctamente. Si bien en este estudio se incluyeron todas las especies de *Aegla* descritas hasta la actualidad, así como también algunas especies nuevas y potencialmente nuevas, hay regiones claves que necesitarían ser estudiadas, como la Patagonia, el noreste de Argentina, Bolivia y Paraguay.

CAPÍTULO 2

Relevancia de la historia biogeográfica y de las condiciones ambientales actuales sobre la distribución de *Aegla* (Aeglidae: Decapoda: Anomura) en Argentina

INTRODUCCIÓN

Varios estudios descriptivos han considerado la distribución de los decápodos dulceacuícolas como exclusivamente delimitada por factores históricos (Ringuelet, 1956; Feldmann, 1984; Collins y col., 2002, 2009; Crandall y Buhay, 2008; Yeo y col., 2008; Breinholt y col., 2009). Dentro de este grupo, *Aegla* no ha sido la excepción (Collins y col., 2011; Oyanedel y col., 2011). Complementariamente a las hipótesis distribucionales basadas en fundamentos históricos, hay estudios basados en la influencia de variables ambientales (Miserendino, 2001; Tumini y col., 2016).

El sur de América del Sur posee una asombrosa diversidad de paisajes y biotopos de agua dulce. En esta región, las características de los ambientes varían ampliamente a lo largo de distancias relativamente cortas. Por ejemplo, el rango de altitud es de casi 7000 metros (la cima del cerro Aconcagua está a 6962 msnm), mientras que la variación en la temperatura del aire es cercana a los 34 °C y el rango de latitud es de 30° desde el Trópico de Capricornio hasta el sur. La extensión de ciertos sistemas acuáticos endorreicos y exorreicos es vasta, por ejemplo la cuenca de drenaje Paraná-Plata es la segunda más grande de los sistemas fluviales de América del Sur. La región lacustre de Chile y la región endorreica subandina también constituyen limnotopos dulceacuícolas muy importantes. Estas características la convierten en un área ideal para estudiar la interacción entre las condiciones biogeográficas y ambientales locales sobre los patrones distribucionales de los organismos. Además, la ubicación geográfica y el origen geológico de los cuerpos de agua hacen que los mismos presenten características distintivas. Al noreste (región Litoral), los sistemas acuáticos que prevalecen son grandes ríos con baja variabilidad en el flujo de su curso principal, como por ejemplo los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay (Williner y col., 2010). En dichos ambientes, la oscilación de los niveles hidrométricos está asociada con la variabilidad de las precipitaciones y el grado de conexión con los cuerpos de agua tributarios, pero su curso principal nunca se seca. Al sur (región Patagónica), el flujo de los ríos es menor y los niveles hidrométricos están influenciados por el agua proveniente de descongelamientos. Los ambientes dulceacuícolas también varían marcadamente en su composición y contenido mineral dependiendo de la ubicación geográfica, lo cual está principalmente relacionado con la naturaleza de la roca madre a partir de la que se

originaron. Otras fuentes de variación de los cuerpos de agua incluyen el clima prevalente, la diversidad de la vegetación y los efectos causados por las actividades antropogénicas.

En el presente estudio se analizó la distribución de *Aegla* en Argentina para probar que los factores ambientales son más importantes para explicar su distribución, de lo que se reconoce previamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y origen de los datos

El área de estudio comprendió la mayoría de los sistemas dulceacuícolas de Argentina, a partir de los que se obtuvieron los sitios de presencia de crustáceos decápodos. Las localidades de colecta de aéglidos (Aeglidae) fueron analizadas en relación a las de camarones (Sergestidae y Palaemonidae), langostas (Parastacidae) y cangrejos (Trichodactylidae), representando estos tres últimos los datos de ausencia (Figura 2.1). Los registros de presencia de todos los crustáceos decápodos utilizados en este estudio, así como los valores de ciertos factores ambientes con los que se relacionaron, fueron obtenidos a partir de muestreos de campo llevados a cabo entre los años 2001 y 2013. Además, los datos de presencia fueron suplementadas con información obtenida de revisión de colecciones de museos de Argentina, Brasil y Alemania (ver sección "Materiales y Métodos" de esta Tesis) y búsqueda de material bibliográfico (Ringuelet, 1948b, 1949b, 1959b; Schuldt y col., 1988; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Collins, 2000; Miserendino, 2001; Collins y col., 2002, 2009; Pérez-Losada y col., 2002b, 2004; Melo, 2003; López-Greco y col., 2004; Viau y col., 2006; Salas y César, 2007; Bond-Buckup y col., 2008, 2010a; César y Damborenea, 2010; Barber y col., 2012).

Los factores ambientales evaluados fueron: altitud (msnm), estabilidad del cuerpo de agua, rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range* "ATR" °C), pH y conductividad ($\mu \text{ cm}^{-1}$). Dichas variables fueron seleccionadas para este análisis ya que estudios previos han mostrado que son importantes para la distribución, densidad y diversidad de decápodos, incluyendo a *Aegla* (Daniels y col., 2002; Williner y col., 2009). Los valores de altitud y ATR fueron determinados para cada sitio de muestreo usando ArcGis (versión 10.1), generando la intersección entre las localidades georeferenciadas y

las capas climáticas de WorldClim (www.worldclim.org). La estabilidad del cuerpo de agua fue determinada usando una escala subjetiva de "1" a "20", donde "1" representó condiciones relativamente inestables (ej. un arroyo temporal), "10" representó estabilidades intermedias (ej. la barranca de un río) y "20" representó los cuerpos de agua más estable (ej. un lago permanente). Los valores fueron asignados usando imágenes satelitales, fotografías del sitio, consideración del régimen de precipitaciones, características climáticas, horas de sol, substrato (tamaño de las partículas, piedra, arena, caliza) y el tamaño del ambiente acuático, así como la conectividad con otros sistemas hídricos. Los valores de pH, conductividad y coordenadas geográficas, fueron registrados en cada sitio de muestreo usando equipo digital. En relación a los datos obtenidos de museos o de la literatura, los valores de pH y conductividad fueron estimados usando la información de la localidad de colecta más cercana (máximo 25 km de distancia Euclidiana). Las coordenadas de latitud y longitud de estos sitios fueron obtenidas a partir de una combinación de fuentes de información y a través de Google Earth versión 6.1.0.5001 (para más detalle, ver sección "Materiales y Métodos" de esta Tesis).

Análisis de los datos

Inicialmente, se realizaron correlaciones de *Pearson* para evaluar colinealidad ($r \geq |0.7|$) entre las variables ambientales. Seguidamente, los datos fueron analizados usando Modelos Lineales Generalizados (*General Linear Models* "GLM") con una respuesta binomial. Dichos modelos se ajustan eficientemente a datos de presencia-ausencia y asumen relaciones lineales o aditivas entre variables dependientes e independientes.

En este estudio, la variable dependiente fue la presencia de aéglicos (si/no) estudiada en relación a localidades de colecta de camarones, langostas y cangrejos, que se correspondieron con los datos de ausencia en el modelo. Mientras que las variables independientes fueron latitud, longitud, estabilidad del cuerpo de agua, ATR, pH y conductividad. Ya que la linealidad puede ser violada en ciertas relaciones, todas las variables independientes fueron evaluadas usando términos lineales y cuadráticos.

El análisis se llevó a cabo a nivel de familia. El estudio de las especies de crustáceos decápodos a nivel de familia se considera aceptable, en base a que las mismas se caracterizan por contar con atributos comunes compartidos por las especies (como por

ejemplo historias de vida, rangos biológicos, origen único y endemidad). En apoyo, Guisan y col. (2006) afirmaron que usar la resolución taxonómica a nivel de familia, reduce la incertidumbre al estudiar patrones distribucionales. En este sentido, Feldmann y Schweitzer (2006) expusieron que cada familia de decápodos de América del Sur, presenta una historia evolutiva temporal y espacial distintiva con respecto a su presencia en los ambientes dulceacuícolas. Estos últimos autores también afirmaron que cuando se cuenta con datos distribucionales de crustáceos decápodos limitados o no homogéneos, dichos efectos pueden ser reducidos al conducir análisis a nivel de familia. Además de todos estos justificativos, el agrupamiento de las especies de *Aegla* a nivel de familia se considera idóneo en este análisis por ser este el único género de Aeglidae existente en la actualidad, así como el único taxón del infraorden Anomura enteramente restringido a hábitats dulceacuícolas.

Con el objetivo de controlar la presencia de los aéglicos en relación con potenciales factores de confusión o modificadores de efectos, un primer paso del estudio consistió en correr un modelo simple de su presencia en relación a los datos de latitud y longitud, como las únicas variables independientes (Modelo A). La modificación del efecto existe cuando la asociación entre dos variables es diferente a distintos niveles de una tercera variable, que sería la modificadora de efecto. El propósito principal de dicho análisis consistió en explorar si la asociación entre la distribución de aéglicos y latitud/longitud era explicada por los factores ambientales. Es decir, indagar si el Modelo A permitía el establecimiento de gradientes latitudinales o longitudinales significativos para *Aegla*. En un segundo momento se desarrolló el Modelo B. Este consistió en llevar a cabo el análisis de presencia de aéglicos en relación a todas las variables independientes (efectos principales: latitud, longitud, estabilidad del cuerpo de agua, rango de temperatura anual, pH y conductividad) conjuntamente a los términos cuadráticos de cada una de dichas variables y las interacciones de dos vías. En esta instancia, el resultado del Modelo A fue comparado con el del Modelo B, prestando particular atención a si un gradiente latitudinal o longitudinal identificado en el primer modelo era explicado por factores ambientales covariantes en el segundo modelo. En ese caso, la asociación observada en el Modelo A debía cambiar o desaparecer cuando los factores ambientales fueran incluidos en el Modelo B.

Todos los análisis fueron realizados mediante el uso del programa R versión 3.1.0 (R Development Core Team, 2008). A continuación se muestra el comando ingresado en dicho programa:

```
modelocompleto<-  
glm(presenciaAeglidae~latitud+longitud+altitud+I(altitud^2)+  
estabilidad+I(estabilidad^2)+ATR+I(ATR^2)+pH+I(pH^2)+conductiv  
idad+I(conductividad^2)+latitud*altitud+latitud*estabilidad+l  
atitud*ATR+latitud*pH+latitud*conductividad+altitud*estabilid  
ad+altitud*ATR+altitud*pH+altitud*conductividad+estabilidad*A  
TR+estabilidad*pH+estabilidad*conductividad+ATR*pH+ATR*conduc  
tividad+pH*conductividad, family=binomial, data=Aeglidae)
```

A partir de este modelo completo o máximo, fue hallado el modelo más parsimonioso (Modelo final). Este se obtuvo a través de un procedimiento que consistió en una serie de pasos de eliminaciones de términos no importantes, definidos como tal en base al Criterio de Información de Akaike (*Akaike Information Criterion* "AIC"; Akaike, 1974) y su correspondiente valor de P . Este criterio indica que un término no debe ser retenido en el modelo si su inclusión no reduce el valor de AIC por dos unidades o menos. Al mismo tiempo, dicho término presenta los valores de P más altos ($P \gg 0,05$). Para llevar a cabo este procedimiento, se utilizó en R la función "`drop1(modelocompleto, test="Chi")`". Esta función arrojó una tabla de salida con los valores de AIC y P para cada término (efectos principales, sus términos cuadráticos y las respectivas interacciones) y el valor de AIC del modelo completo. De este modo, se fueron realizando las eliminaciones más convenientes (en relación a los valores observados de AIC y P), obteniendo nuevos modelos (sin los términos no importantes) que fueron analizados en cada oportunidad mediante la función "`drop1`" antes mencionada.

Simultáneamente a la eliminación de los términos menos importantes y correspondiente modificación de los valores de P de los términos retenidos en el modelo, el valor de AIC de estos últimos también se vio modificado en cada nuevo modelo. Este valor descendió en dos unidades o más al realizarse las primeras eliminaciones, y en dos

unidades o menos al realizarse las siguientes eliminaciones a partir de los modelos recortados que se iban obteniendo. Los términos que se eliminaron inicialmente fueron las interacciones, seguidos de los términos cuadráticos y por último de los efectos principales. En aquellas ocasiones en las que los valores de AIC resultaron similares o iguales, fueron removidos aquellos términos considerados de menor importancia biológica. Es decir, aquellas interacciones que en base al conocimiento que se tiene en relación a la ecología de la familia, se consideraron menos interesantes como determinantes de la distribución del grupo bajo estudio. Dicha sucesión de eliminaciones de términos menos importantes, se llevó a cabo hasta que ya no pudieron eliminarse coeficientes para mejorar el modelo, ya que su eliminación en vez de generar la reducción del valor de AIC (efecto deseado), lo aumentaría. Este procedimiento fue mejorando progresivamente el poder explicativo del Modelo final. También se incluyeron los valores de *delta-AIC*, que muestran cuánto poder explicativo pierde el modelo más parsimonioso en caso de eliminarse los correspondientes términos.

El desempeño del Modelo final fue evaluado utilizando los siguientes índices: la "exactitud" se refirió al porcentaje de las veces que el modelo acertó. La "sensibilidad" indicó el porcentaje de las presencias que fueron correctamente detectadas por el modelo. La "especificidad" se refirió al porcentaje de las ausencias que fueron correctamente detectadas por el modelo. Por último, "kappa" indicó cuántas veces acertó el modelo, más allá de los aciertos esperados por el azar.

RESULTADOS

La presencia de los aéglicos en el área de estudio fue obtenida a partir de 187 sitios (localidades con al menos una presencia; ver Apéndice 2.1). Estos sitios estuvieron contenidos desde los 22° a los 46°S y 54° a los 72°O, abarcando alrededor de unos 2500 km de distancia (medidos en línea recta) y un área superficial de alrededor de 3 millones de km². Las especies de *Aegla* registradas fueron 18. Estas se correspondieron con 15 especies conocidas, complementadas con otras tres que representaron especies potencialmente nuevas (*Aegla* n. spp. 5, 9 y 10). Dichos taxones fueron considerados como tal en base a que sus caracteres diagnósticos no coincidieron con ninguna de las especies descritas hasta

el momento. Estos últimos comprendieron el 22% del número total de las especies de la familia (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Lista de especies de *Aegla* registradas en Argentina

orden	suborden	infraorden	superfamilia	familia	especies de <i>Aegla</i>
					<i>A. abtao</i> Schmitt, 1942
					<i>A. affinis</i> Schmitt, 1942
					<i>A. humahuaca</i> Schmitt, 1942
					<i>A. intercalata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994
					<i>A. jujuyana</i> Schmitt, 1942
					<i>A. neuquensis</i> Schmitt, 1942
					<i>A. platensis</i> Schmitt, 1942
Decapoda		Anomura	Galattheoidea	Aeglidae	<i>A. ringueleti</i> Bond-Buckup y col., 1994
					<i>A. saltensis</i> Bond-Buckup y Jara en Bond-Buckup y col., 2010
					<i>A. sanlorenzo</i> Schmitt, 1942
					<i>A. scamosa</i> Ringuelet, 1948
					<i>A. septentrionalis</i> Bond-Buckup y col., 1994
					<i>A. singularis</i> Ringuelet, 1948
					<i>A. uruguayana</i> Schmitt, 1942
					<i>Aegla</i> n. spp. 5, 9 y 10

Mientras que la presencia de camarones, langostas y cangrejos estuvo comprendida en 175 localidades (sitios con al menos una presencia; ver Apéndice 2.2 y Figura 2.1).

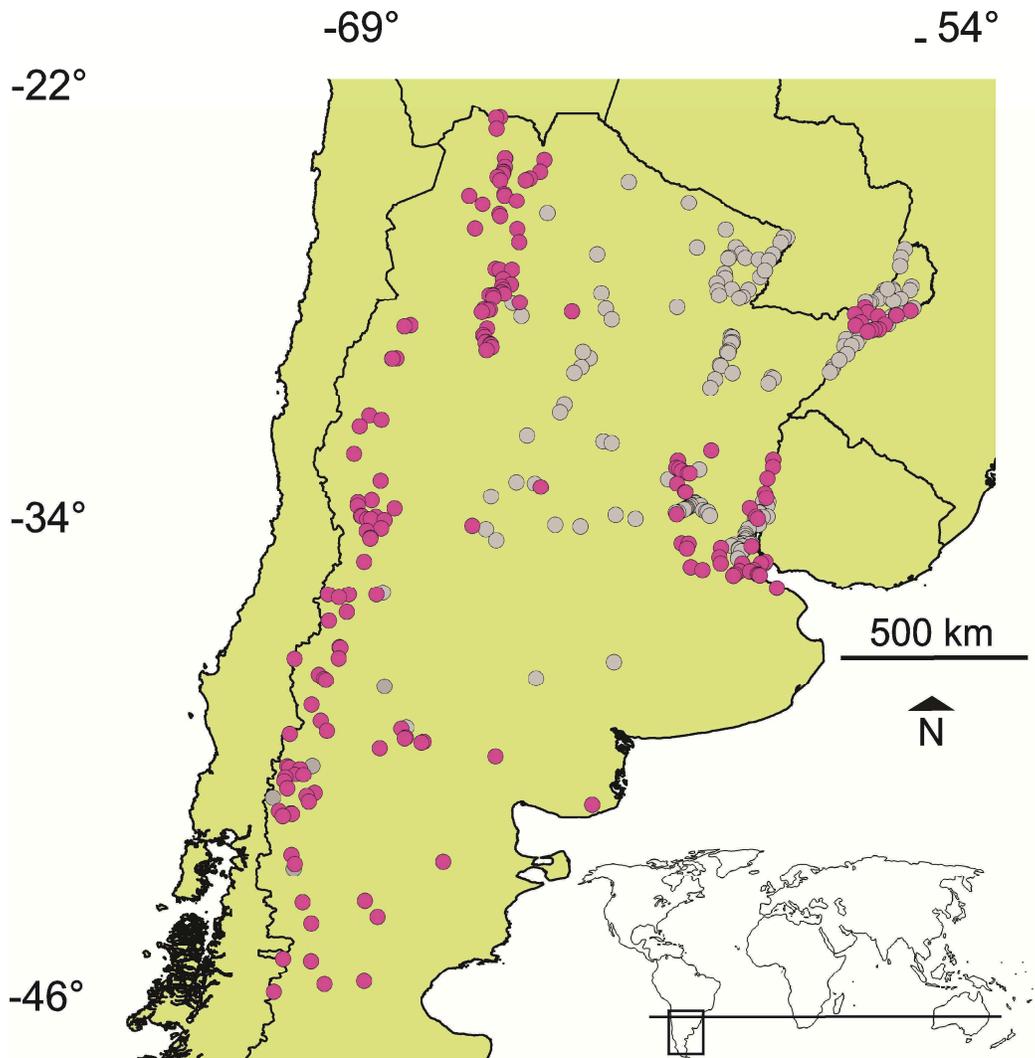


Figura 2.1 Mapa con los sitios de presencia-ausencia de *Aegla* en ambientes continentales de Argentina, representados con círculos de color fucsia y gris, respectivamente. Estos últimos son los sitios de presencia de camarones, langostas y cangrejos tricodactílicos. El recuadro muestra la localización del área de estudio en un mapa mundial y el Trópico de Capricornio (línea negra)

La distribución de los crustáceos decápodos se extendió dentro de un rango de altitud comprendido entre los 0 y 3742 msnm (Figura 2.2a).

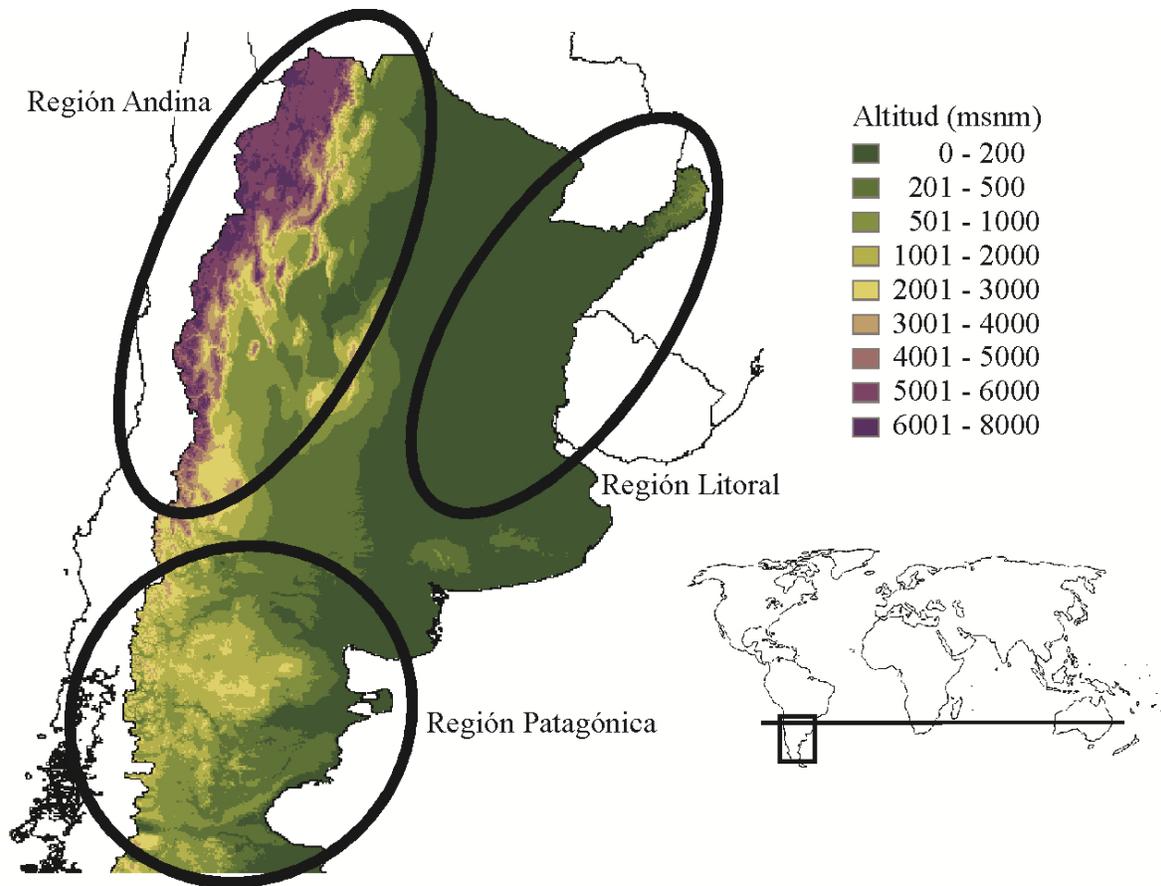


Figura 2.2a Mapa de gradientes de altitud (msnm) y regiones del área de estudio. El recuadro muestra la localización de esta última en un mapa mundial y el Trópico de Capricornio (línea negra)

En este área, el rango de estabilidad acuática se estableció entre "1" y "20" (Figura 2.2b).

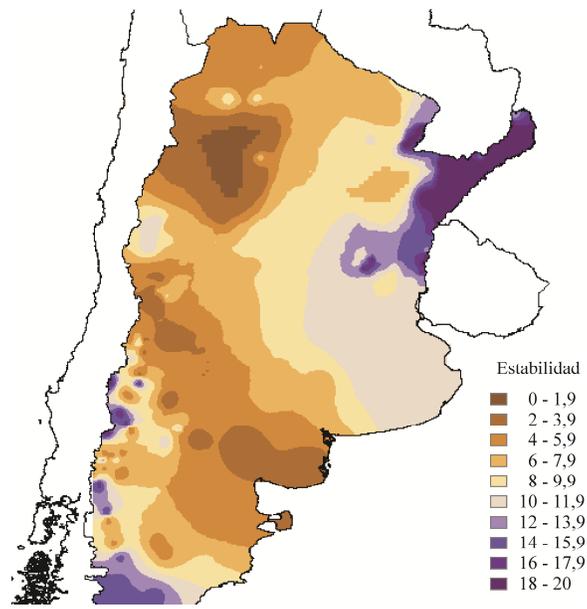


Figura 2.2b Mapa del gradiente de estabilidad acuática en el área de estudio

Mientras que el rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range "ATR" °C*) varió entre 20 y 34 °C (Figura 2.2c).

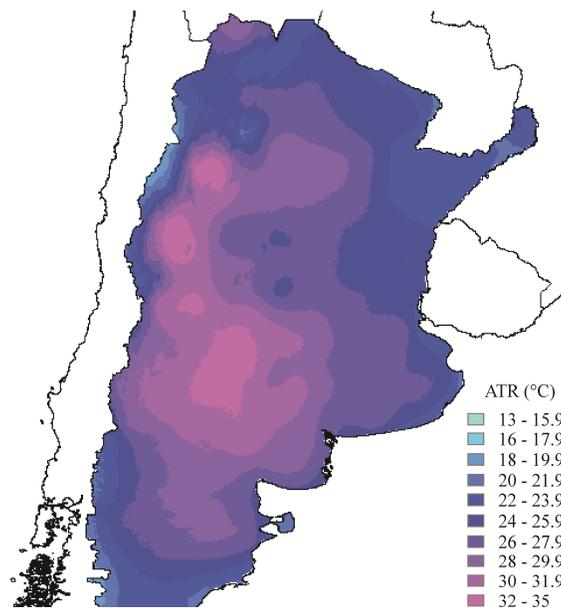


Figura 2.2c Mapa del rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range "ATR" °C*) en el área de estudio

Con respecto a los valores de pH, estos contaron con rangos que fueron desde los 5,3 a los 9,2 (Figura 2.2d).

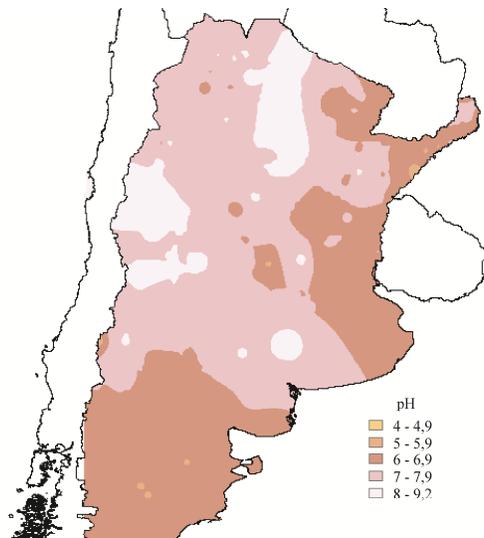


Figura 2.2d Mapa de la variación de pH en el área de estudio

La conductividad comprendió valores que fueron desde los 12,8 a los 19900 $\mu \text{ cm}^{-1}$ (Figura 2.2e).

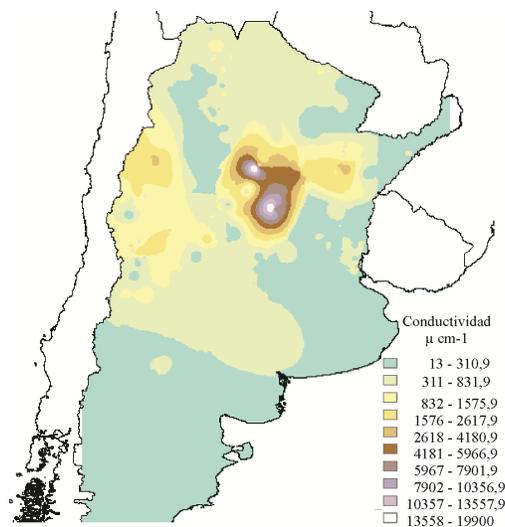


Figura 2.2e Mapa de los gradientes de conductividad del agua ($\mu \text{ cm}^{-1}$) en el área de estudio

El análisis de colinealidad mostró que no hubo variables independientes altamente correlacionadas. Es decir, todos los coeficientes de correlación fueron $\leq |0,7|$ (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Análisis de colinealidad de las variables independientes utilizadas en este estudio.

ATR: rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range*)

	latitud	longitud	altitud	estabilidad	ATR	pH	Conductividad
latitud	1,00000000	0,48808582	-0,14837848	-0,05462765	0,2551267	-0,2576847	-0,07166986
longitud	0,48808582	1,00000000	0,59925590	-0,63473803	0,5516242	0,2732317	0,08113325
altitud	-0,14837848	0,59925590	1,00000000	-0,46434548	0,2901773	0,3469214	0,03642352
estabilidad	-0,05462765	-0,63473803	-0,46434548	1,00000000	-0,5204632	-0,4045964	-0,13098174
ATR	0,25512666	0,55162416	0,29017733	-0,52046321	1,0000000	0,4132699	0,16111190
pH	-0,25768474	0,27323168	0,34692142	-0,40459637	0,4132699	1,0000000	0,20413011
Conductividad	-0,07166986	0,08113325	0,03642352	-0,13098174	0,1611119	0,2041301	1,00000000

Patrones latitudinales y longitudinales

En el Modelo A, el patrón longitudinal de los aéglicos resultó significativo, incrementándose su presencia de este a oeste (coeficiente positivo y $P < 0,0001$; Tabla 2.3).

Tabla 2.3 Modelo lineal generalizado (GLM) simple de latitud y longitud en asociación con la presencia de aéglicos en Argentina

Modelo A			
Respuesta = presencia de aéglicos (0/1)			
Variables independientes = latitud + longitud			
Término	Coefficientes	Error estándar	P-valor
Intercepto	-17,317991	1,916224	<0,0001
Latitud	-0,003352	0,030116	0,911000
Longitud	0,282130	0,031156	<0,0001

Seguidamente, se analizó el Modelo B. A partir del modelo máximo, fueron realizándose las sucesivas eliminaciones de los términos no significativos, clasificados como tal según el Criterio de Información de AIC y los valores de P obtenidos en cada instancia de eliminación. Este procedimiento se realizó hasta que ya no pudieron eliminarse coeficientes para mejorar el modelo (Tabla 2.4a), obteniendo el Modelo final.

Tabla 2.4a Valores de AIC y *P* del Modelo final. Se muestran únicamente aquellos términos que resultaron significativos. ATR: rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range*)

Respuesta = presencia de aéglicos (0/1)		
Variables independientes = latitud + longitud + altitud + estabilidad + ATR + conductividad + latitud*altitud + latitud*estabilidad + latitud*ATR + latitud*conductividad + altitud*estabilidad + conductividad*ATR		
Término	AIC	<i>P</i> -valor
	267,29	
Longitud	272,30	0,0081326
Altitud ²	269,77	0,0342450
Estabilidad ²	272,23	0,0084342
Conductividad ²	276,34	0,0008861
Latitud*altitud	285,15	8,346e ⁻⁰⁶
Latitud*estabilidad	287,31	2,709e ⁻⁰⁶
Latitud*ATR	276,79	0,0006984
Latitud*conductividad	283,54	1,944e ⁻⁰⁵
Altitud*estabilidad	270,13	0,0277744
Conductividad* ATR	283,30	2,197e ⁻⁰⁵

El Modelo final más parsimonioso retuvo tanto variables espaciales como ambientales. Este modelo permitió observar que el patrón longitudinal de los aéglicos permaneció significativo y con la misma dirección que en el modelo A (Tabla 2.4b).

Tabla 2.4b Modelo lineal generalizado (GLM) más parsimonioso, con los determinantes más importantes de la presencia de aéglicos en Argentina. También se incluyen los índices de desempeño (*performance*) de este modelo. ATR: rango de temperatura anual (*Annual Temperature Range*)

Modelo final				
Respuesta = presencia de aéglicos (0/1)				
Variables independientes = latitud + longitud + altitud + estabilidad + ATR + conductividad + latitud*altitud + latitud*estabilidad + latitud*ATR + latitud*conductividad + altitud*estabilidad + conductividad*ATR				
Exactitud = 0,86740				
Sensibilidad = 0,84492				
Especificidad = 0,89143				
Kappa = 0,73500				
Término	Coefficientes	Error estándar	P-valor	ΔAIC^+
Intercepto	48,49	25,38	0,056081	
Latitud	-1,838	0,7411	0,013155	
Longitud	0,3916	0,1515	0,009751	7,0
Altitud	0,04316	0,01009	<0,0001	
Altitud ²	2,870e ⁻⁰⁶	1,564e ⁻⁰⁶	0,066520	4,5
Estabilidad	-2,171	0,6598	0,001003	
Estabilidad ²	0,02293	0,009702	0,018129	6,9
ATR	-3,294	0,9928	0,000907	
Conductividad	0,004746	0,007472	0,525276	
Conductividad ²	-1,607e ⁻⁰⁷	5,780e ⁻⁰⁸	0,005425	11,1
Latitud*altitud	-0,001221	2,887e ⁻⁰⁴	<0,0001	19,9
Latitud*estabilidad	0,06438	0,01881	0,000128	22,0
Latitud*ATR	0,08369	0,02725	0,002131	11,5
Latitud*conductividad	-8,616e ⁻⁰⁴	2,150e ⁻⁰⁴	<0,0001	18,3
Altitud*estabilidad	-4,696e ⁻⁰⁴	1,803e ⁻⁰⁴	0,009201	4,8
Conductividad* ATR	7,871e ⁻⁰⁴	2,360e ⁻⁰⁴	0,000850	18,0

⁺ Valor de incremento de AIC si el término sale del modelo

Presencia de aéglicos

Aegla uruguayana y *A. neuquensis* fueron las especies más frecuentemente registradas, halladas en 40 y 39 sitios de muestreos, respectivamente, mientras que las especies menos frecuente fueron: *Aegla* n. sp. 5 (presente en dos sitios) y *A. ringueleti*, *A. saltensis* y *Aegla* n. sp. 9, en un único sitio cada una.

Las variables más significativas predictoras de la presencia de aéglicos, así como sus interacciones, incluyeron: latitud, longitud, altitud, estabilidad, ATR y conductividad (Tabla 2.4b; Figura 2.3). Estas relaciones fueron graficadas con la variable independiente focal en eje X, mientras que los distintos tipos de líneas que se observan en las figuras representan la probabilidad de la variable dependiente a valores de la media y del primer y tercer cuartil de la variable interactiva. Los otros factores significativos fueron representados con sus valores promedio. A continuación se describen las relaciones obtenidas:

- La asociación entre la presencia de aéglicos y la altitud fue fuerte y generalmente positiva, pero dependió de la latitud y de la estabilidad (Figura 2.3a).

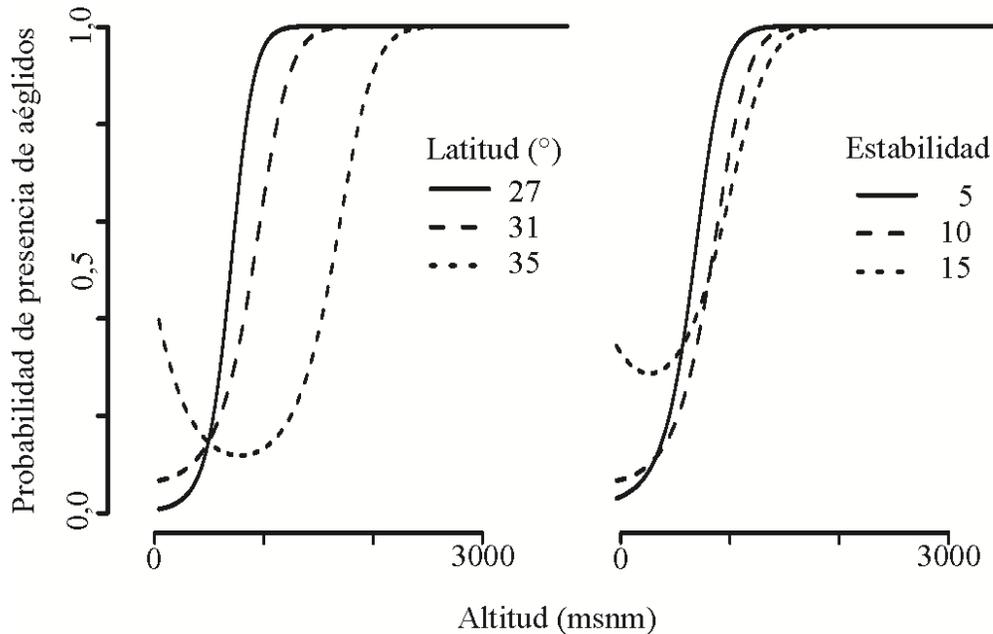


Figura 2.3a Presencia de aéglicos en asociación a los valores de altitud (msnm). Estos dependieron de la latitud y la estabilidad

- La presencia de aéglicos también dependió marcadamente de la estabilidad del cuerpo de agua y de ATR, pero ambas asociaciones se modificaron con los valores de latitud (Figura 2.3b).

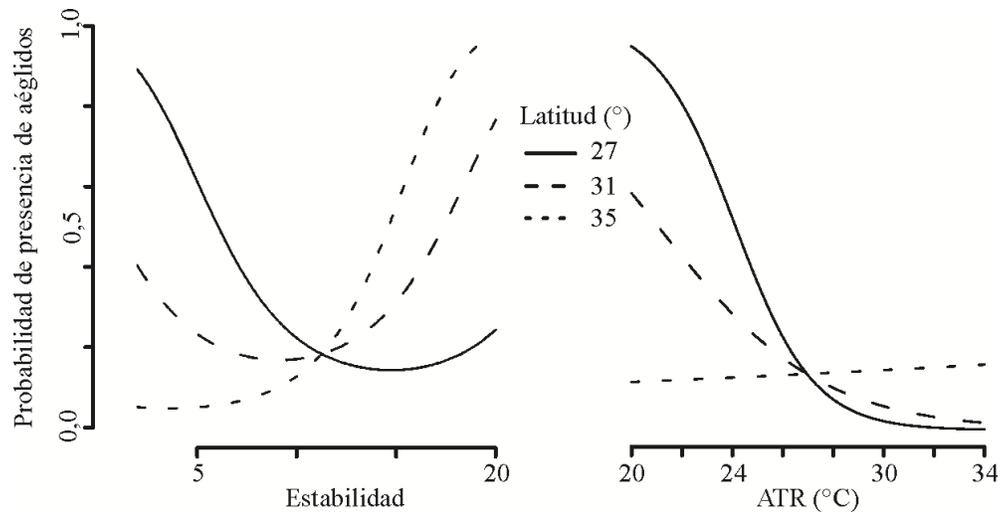


Figura 2.3b Presencia de aéglicos en asociación a los valores de estabilidad del cuerpo de agua y de ATR (rango de temperatura anual, *annual temperature range* °C). Estos dependieron de la latitud

- Por último, la presencia de aéglicos dependió de la conductividad. Dicha asociación estuvo relacionada con los valores de latitud y ATR, mostrando un patrón de conductividad particular en los sitios del norte (Figura 2.3c).

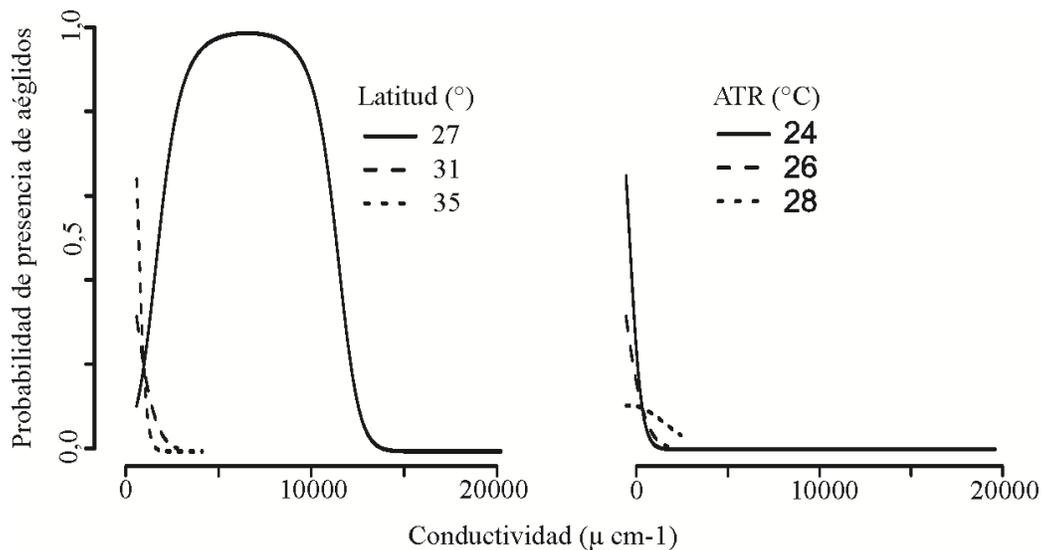


Figura 2.3c Presencia de aéglicos en asociación a los valores de conductividad ($\mu \text{ cm}^{-1}$). Estos dependieron de la interacción con latitud y ATR (rango de temperatura anual, *Annual Temperature Range* °C)

DISCUSIÓN

El uso de un enfoque analítico cuantitativo a una escala biogeográfica, permitió encontrar apoyo a la hipótesis que la distribución actual de Aeglidae en ambientes dulceacuícolas de Argentina está fuertemente influenciada por factores ambientales locales. En cuanto a los gradientes espaciales observados en la distribución de estos organismos, tradicionalmente atribuidos a procesos históricos, la longitud representó una fuerte influencia. Sin embargo, la misma no pudo ser explicada por las condiciones ambientales registradas localmente.

El sur de América del Sur ha tenido una historia dinámica de la formación de las cuencas continentales y eventos concretos que produjeron cambios en la localización de los ambientes acuáticos dulceacuícolas. Estas presiones impuestas por el ambiente, influyeron en la distribución actual de los aéglidos. De hecho, el eje constituido por los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay es el principal corredor de dispersión a través del que *Aegla* y cangrejos tricodactílicos pudieron haber invadido los sistemas continentales, desde los bosques Amazónico y Atlántico a partir del Mioceno superior (Ringuelet, 1956; Collins y col., 2009). Efectivamente, el carácter parano-platense en la distribución de ciertas especies de aéglidos de agua dulce, podría ser evidencia de esta posible ruta de dispersión. Otra situación acontecida durante estos eventos, es que los organismos podrían haber quedado restringidos (evento de vicarianza) o haberse movido (evento de dispersión) a zonas de elevadas altitudes, como sugieren nuestros resultados (*Aegla* es el decápodo dominante por encima de los 1000 msnm). El proceso de diferenciación de sus especies habría comenzado en aquellas poblaciones originales y el elevado grado de endemismo con el que cuenta actualmente este grupo, sería el resultado de la pérdida de conectividad de los ambientes (Collins y col., 2011).

Este contexto histórico puede explicar parcialmente la fuerte asociación observada entre la presencia de Aeglidae y longitud. Dicha relación mantuvo su significancia y dirección (distribuidos más frecuentemente al oeste), después de ajustar por las variables ambientales locales. Esto indicó que el gradiente espacial representado a través de la longitud, no es consecuencia de covariación de las variables ambientales seleccionadas en este análisis. Por lo tanto, otros factores podrían estar asociados con la presencia de aéglidos, como por ejemplo ciertos accidentes geográficos (formación de la cadena montañosa de los Andes), así como otros factores no incluidos en este análisis.

Las variables ambientales que definieron la distribución de los aéglidos dulceacuícolas en este estudio variaron principalmente con la latitud. Asimismo, los gradientes de diversidad global para un amplio rango de taxones siguen un patrón latitudinal clásico. Este se caracteriza por un decrecimiento de riqueza que va desde los trópicos a los polos. Sin embargo, hay excepciones a dicho patrón, principalmente debido a que la latitud está correlacionada con varios factores ambientales (Keith y col., 2014). Las interacciones de las variables ambientales con latitud que se obtuvieron en este trabajo para los aéglidos contribuyen a entender mejor dichas excepciones, ya que la presencia de estos decápodos decreció o se incrementó con la latitud, dependiendo de la variación en altitud, estabilidad, ATR y conductividad. La observación de estas relaciones también apoya la afirmación de Hillebrand (2004). Este autor indica que el declive latitudinal de la diversidad desde los trópicos a los polos, es menos marcado en ambientes dulceacuícolas que en ambientes marinos o terrestres.

En complemento a los estudios previos basados en análisis descriptivos que indican que los factores históricos presentan una influencia dominante sobre la distribución de los decápodos (Ringuelet, 1956; Breinholt y col., 2009; Collins y col., 2009), la aproximación cuantitativa realizada en este trabajo reveló que las variables ambientales afectan significativamente la distribución de los aéglidos. De hecho, altitud, estabilidad, ATR y conductividad, así como sus interacciones, fueron hallados como fuertes predictores de su presencia.

Entre los factores que covarían con la altitud principalmente se destacan la temperatura del aire, la presión atmosférica y la radiación solar. La variación de las condiciones ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal, influencia a los organismos que están generalmente adaptados a las condiciones locales, dándose la adaptación evolutiva de los mismos a lo largo de distancias espaciales cortas (Körner, 2007). En este estudio, los aéglidos fueron el grupo dominante en los sitios de mayor altitud dentro del rango de presencia de todos los decápodos en Argentina. Si bien las localidades de colecta de aéglidos se incrementaron con la altitud, dicha relación estuvo fuertemente relacionada con el gradiente de latitud y estabilidad de los cuerpos de agua.

La estabilidad del ambiente acuático está relacionada con el pulso de inundación en los sistemas de grandes ríos, con el período entre dos estaciones lluviosas y/o con el

período libre de heladas en pequeños cuerpos de agua de ambientes fríos. Este factor fue uno de los conductores principales de la presencia de aéglidos dulceacuícolas, siendo altamente dependiente de la latitud. Estas variaciones podrían estar relacionadas con la disponibilidad de diversos nichos presentes en Argentina, a lo largo del gradiente latitudinal. Es así que a bajas latitudes (especialmente al noreste), los sistemas acuáticos se caracterizan por la prevalencia de grandes ríos con escasa variabilidad en el curso principal (alta estabilidad). Mientras que a elevadas latitudes (al sur), los cuerpos de agua son de flujo pequeño y las bajas temperaturas atmosféricas hacen que los mismos puedan congelarse en invierno. Estudios descriptivos previos también hallaron que la estabilidad del cuerpo de agua representa un predictor importante de la presencia y riqueza de decápodos dulceacuícolas, influyendo incluso en sus densidades poblacionales, movimientos/migraciones, actividades reproductivas, ritmos alimenticios y relaciones intra e interespecíficas (Williner y col., 2010). Los bajos niveles hidrométricos reducen la superficie y conectividad de los cuerpos de agua (Williner y col., 2009; Torres y col., 2014), limitando la capacidad de dispersión de los aéglidos entre los mismos. En estas condiciones, aumenta la probabilidad de muerte de los organismos debido a que se generan condiciones químicas extremas, se ve limitada la disponibilidad de alimentos, se genera escasez de refugios, el riesgo de desecación de los individuos es mayor y aumentan las probabilidades de ser depredados. Estas condiciones pueden ser causantes de extinciones locales de las especies y/o incrementar el tiempo que necesitan las poblaciones para recomponerse (Fernandez y Collins, 2002; Williner y col., 2009). Una alternativa para lograr la supervivencia durante estas situaciones, podría ser la construcción de cuevas o la realización de desplazamientos terrestres entre cuerpos de agua cercanos, en busca de mejores condiciones. Estos comportamientos fueron indicados para otros decápodos dulceacuícolas del sur de América del Sur (Fernandez y Collins, 2002; Daniels y col., 2006; Williner y col., 2009; Collins y col., 2010; Noro y Buckup, 2010), por lo que se estima que podrían ser llevados a cabo por los aéglidos.

Las condiciones climáticas de un ambiente, incluyendo la temperatura, definen las características de los nichos y por lo tanto, el rango potencial de distribución de cualquier especie. Las variaciones de la temperatura del cuerpo de agua siguen una tendencia muy cercana a las variaciones estacionales de la temperatura del aire (Allan, 1995). Los cambios

abruptos de temperatura inducen alteraciones fisiológicas y estrés en crustáceos, afectando su aptitud, el normal desarrollo de su ciclo de vida y produciendo alteraciones en la calidad de la composición de sus especies, como así también limitaciones en su desplazamiento y distribución (Jackson y col., 2001; Williner y col., 2010), jugando en definitiva un rol muy importante en su historia de vida (Pruitt, 1990). Daniels y col. (2002) afirmaron que el rango de temperatura de una región puede gobernar ampliamente los patrones distribucionales de decápodos dulceacuícolas, así como definir sus límites biogeográficos e incluso ser determinantes en los aspectos de su biología evolutiva. En este estudio se analizó la relación entre la distribución de los aéglicos y la temperatura del aire, según la diferencia entre los valores máximos y mínimos registrados anualmente (ATR). La presencia de aéglicos se vio fuertemente influenciada por esta variable. Sin embargo, las relaciones fueron complejas y dependientes de latitud y conductividad. Coincidentemente, Allan y Flecker (1993) describieron la interacción entre la temperatura de los cuerpos de agua y la latitud.

La conductividad del agua dentro de un rango determinado, constituye una condición crucial para proveer de un medio apto y permitir la supervivencia de los decápodos, ya que influye en los procesos fisiológicos de muda y tasas metabólicas. También puede intervenir en los procesos ecológicos de ensamblaje, reproducción y depredación, entre otros (Anger y col., 1994; Bialecki y col., 1997; Dick y Platvoet, 2000; Miserendino, 2001; Williner y col., 2010). En este estudio se observó que la presencia de aéglicos estuvo asociada con la conductividad del agua y fue dependiente de latitud y ATR. No se cuenta con conocimiento de estudios cuantitativos previos que evalúen la influencia de la variabilidad de la conductividad sobre la distribución de aéglicos, tampoco de macrocrustáceos. Esto resalta la importancia de los datos aportados en este estudio.

Además de las relaciones establecidas entre la distribución de aéglicos dulceacuícolas con las variables ambientales estudiadas aquí, la presencia de estos decápodos en el sur de América del Sur podría estar relacionada con otras variables ambientales no incluidas en este análisis. Un indicio de eso es la prevalencia de la influencia de la longitud como determinante de la distribución de estos organismos, incluso luego de relacionarse con las variables ambientales seleccionadas. Algunas variables alternativas a tener en cuenta como determinantes de las distribuciones de los aéglicos

podrían ser las interacciones ecológicas (como por ejemplo relaciones tróficas, competencia) y disturbios producidos en el ambiente a causa de las actividades humanas. En concordancia con Haydon y col., (1994), se concluye que la distribución de los organismos, incluyendo los aéglicos, es determinada por una estructura triangular donde los patrones biogeográficos son el resultado de la interacción entre procesos ecológicos, históricos y estocásticos.

Los resultados obtenidos proveen evidencia para sustentar la hipótesis que las variables ambientales influyen la distribución de los aéglicos de agua dulce en Argentina. Dicha conclusión complementa la literatura existente que reconoce la influencia de la historia biogeográfica del continente sobre los patrones distribucionales de estos organismos. Al ofrecer una nueva aproximación cuantitativa al estudio de la biogeografía de este grupo en la región, se halló que varios factores ambientales son determinantes importantes de su macrodistribución, sugiriendo una plasticidad limitada del grupo bajo estudio y una fuerte adaptación de estos organismos a los ambientes locales donde se distribuyen.

Este trabajo combinó la información de muestreos de campo, colecciones de museos y bibliografía para ampliar el conocimiento de la biogeografía de Aeglidae en ambientes continentales de Argentina, representando el primer estudio que brinda información cuantitativa de sus preferencias macroecológicas. La implementación de este tipo de análisis resulta central para el abordaje de cuestiones fundamentales en macroecología y biología de la conservación. No obstante, deberían desarrollarse mayor cantidad de estudios para lograr dilucidar los mecanismos detrás de las asociaciones e interacciones halladas, así como proveer análisis más detallados entre las especies que componen la familia y analizar otros aspectos ecológicos de relevancia.

CAPÍTULO 3

**Selección y ordenamiento jerárquico de áreas
de conservación de *Aegla* (Crustacea:
Decapoda: Anomura) en Argentina integrando
estudios biogeográficos, filogenéticos y de
riesgos de extinción**

INTRODUCCIÓN

Los hábitats dulceacuícolas ocupan alrededor de un 0,8% de la superficie de la Tierra, sosteniendo un gran número de especies por unidad de área. Estos ambientes están entre los ecosistemas más amenazados y escasamente estudiados. Del mismo modo, se encuentran experimentando declinaciones de biodiversidad mayores a aquellas de los ecosistemas terrestres. Su conservación y manejo es crítico para los intereses del ser humano, las naciones y sus gobernantes (Dudgeon y col., 2006; Pittock y col., 2011).

El sur de América del Sur posee una diversidad asombrosa de limnotopos dulceacuícolas que están sufriendo rápidas degradaciones principalmente ligadas con la deforestación, urbanización, agricultura, pastoreo excesivo y la introducción de especies exóticas. Dichos impactos transforman los ecosistemas y causan un decrecimiento en la viabilidad de las poblaciones silvestres, generando extinciones de las especies a nivel local, regional e incluso global (Álvarez Mondragón y Morrone, 2004). Esta situación hace que sea urgente incrementar los estudios en dicha región y priorizar las inversiones en su conservación (Pérez-Losada y col., 2002a). Un primer paso para alcanzar este objetivo es generar conocimiento sobre los taxones dulceacuícolas. Esto constituye una base fundamental para el establecimiento de políticas públicas sobre la conservación de sus hábitats y especies (Bond-Buckup y col., 2010). Si bien esta región posee Áreas Naturales Protegidas (ANP) de diferentes categorías integradas en sistemas nacionales e internacionales, el criterio para determinarlas y establecerlas ha sido conflictivo y en ciertos casos oportunista (Pressey y col., 1993). La designación de estos espacios ha sido también influenciada por diversos y complejos factores ambientales, socioeconómicos y políticos (Whittaker y col., 2005). Consecuentemente, las áreas protegidas de dicha región podrían contener una cantidad de variaciones genéticas que resulte insuficiente para mantener poblaciones viables a largo plazo.

Uno de los principales objetivos de la conservación es el mantenimiento de la mayor cantidad de biodiversidad posible (Freire y col., 1998). Ello ha sido medido tradicionalmente en términos de riqueza de especies, es decir a través del número total de especie conocidas en un área en particular. Sin embargo, dos aspectos principales deberían ser considerados idealmente para la conservación de la biodiversidad de los taxones: por un lado, estos deberían presentar patrones de distribución geográfica únicos (especies con

áreas de distribución restringidas); y por otro lado, deberían contar con distinción taxonómica (no estar cercanamente relacionados a otras especies vivientes). Para atender estos aspectos, pueden ser aplicadas dos aproximaciones metodológicas: análisis de biogeografía de la conservación (Whittaker y col., 2005) y estudio de las relaciones históricas a través de la diversidad filogenética (Vane-Wright y col., 1991; Freire y col., 1998; Posadas y col., 2001; Magris y col., 2010), respectivamente.

La degradación/pérdida de los ecosistemas y la extinción de especies están claramente asociadas (Magris y col., 2010). La evaluación del riesgo de extinción de los taxones es el paso previo para la conservación de la biodiversidad. La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (*International Union for Conservation of Nature* "IUCN") confeccionó la Lista Roja de Categorías y Criterios, basándose en un sistema de fácil y amplio entendimiento. El mismo proporciona herramientas para posicionar poblaciones silvestres de una especie o unidad taxonómica inferior (incluyendo formas que no estén formalmente descritas), en la categoría de riesgo de extinción que corresponda. Estos taxones pueden estar presentes dentro de su rango de distribución natural o estar introducidos y naturalizados en un área geográfica o política específica (IUCN, 2012).

Este método ha sido usado durante la última década para evaluar diversos rangos de taxones en una amplia variedad de hábitats (Nowell y Jackson, 1996; Oldfield, 1997; Aars y col., 2005; Squeo y col., 2010; Malak y col., 2011). No obstante, son escasas las especies de invertebrados acuáticos que han sido evaluadas, si se compara con otros grupos taxonómicos. Tal es así que solo el 4% aproximadamente son crustáceos (por ejemplo, Bahamonde y col., 1998). Dentro de este porcentaje, por lo menos el 28% de las especies han sido clasificadas en la categoría de alto riesgo de extinción. Los autores justifican esta clasificación en base a los elevados niveles de contaminación registrados en los sitios de distribución, la extracción de ejemplares, la perturbación de los ecosistemas a causa de la presencia de especies invasoras y las intensas actividades de agricultura y acuicultura (IUCN, 2010; Magris y col., 2010).

Con la excepción de Bond-Buckup y col. (2008) y Pérez-Losada y col. (2009), hay una escasez de datos referidos al estado de conservación de *Aegla* en Argentina. Sin embargo, desde entonces se han descrito nuevas especies y se han llevado a cabo estudios sobre su morfología, evolución, filogenia, conservación, ecología y fisiología, entre otros

(ver Apéndice 2 y referencias bibliográficas citadas a lo largo de esta Tesis). En el presente estudio, se analizó la distribución de todas las especies conocidas de *Aegla* en Argentina, así como la distribución de especies nuevas y potencialmente nuevas. En base a ello y con el fin de seleccionar las áreas con prioridad de conservación, se aplicaron métodos biogeográficos y filogenéticos. Igualmente, se llevó a cabo una evaluación del estado de conservación de las unidades taxonómicas, implementando la Lista Roja de Categorías y Criterios de la IUCN. A través de estos tres parámetros y por complementariedad, se propuso una secuencia de provincias prioritarias para la conservación de *Aegla* en las regiones Neotropical y Andina previamente definidas para Argentina. Finalmente, se identificaron los vacíos de conservación de las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y origen de los datos

El área de estudio comprendió la mayoría de los sistemas acuáticos continentales de Argentina, donde se colectaron las especies de *Aegla* (Figura 3.1). Las localidades de presencia de estos organismos fueron obtenidas a partir de fuentes diversas: muestreos de campo llevados a cabo entre los años 2001 y 2013, revisión de colecciones de museos de Argentina, Brasil y Alemania e información de búsqueda bibliográfica (Ringuelet, 1948b, 1949b, 1959b; Schuldt y col., 1988; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Miserendino, 2001; Pérez-Losada y col., 2002b, 2004; López-Greco y col., 2004; Viau y col., 2006; Salas y César, 2007; Bond-Buckup y col., 2008, 2010a; César y Damborenea, 2010; Barber y col., 2012). Las coordenadas de latitud y longitud de estos sitios fueron obtenidas a partir de una combinación de fuentes de información y a través de Google Earth versión 6.1.0.5001 (para más detalle, ver sección "Materiales y Métodos" de esta Tesis).

Las unidades biogeográficas utilizadas se correspondieron con la regionalización Neotropical y Andina propuestas por Morrone (2014, 2015a) y las respectivas capas (archivos *.*shape*) elaboradas por Löwenberg-Neto (2014, 2015) que fueron ingresados en ArcGis versión 10.1 (Figura 3.1).

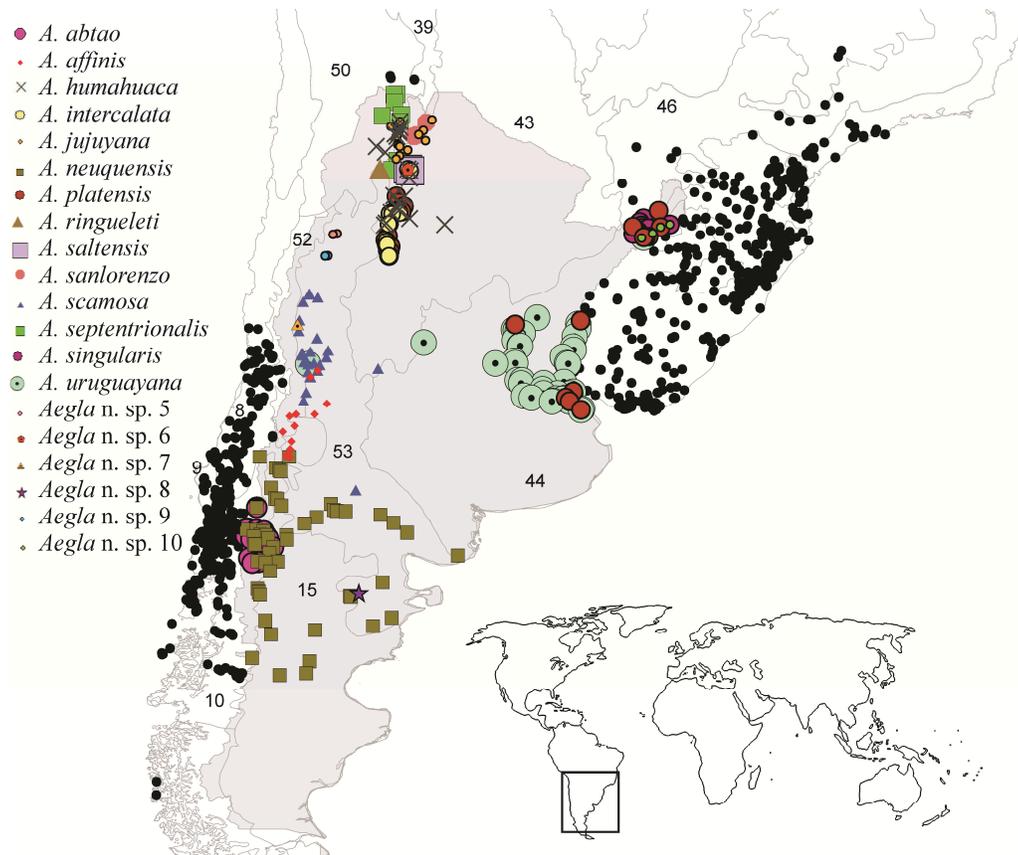


Figura 3.1 Mapa mostrando los datos de presencia de *Aegla* en su área de distribución completa al sur de América del Sur. Las especies de Argentina utilizadas en este estudio, se muestran con diferentes símbolos de colores, mientras que las especies en los otros países se representan con puntos uniformes de color negro. También se exhibe el límite nacional argentino y la delimitación de las unidades biogeográficas propuestas por Morrone (2014, 2015a). Los números corresponden a cada provincia considerada en este estudio: 8) Santiaguina, 9) Maule, 10) Bosque Valdiviano, 15) Patagónica, 39) Yungas, 43) Chaqueña, 44) Pampeana, 46) Selva Paranaense, 50) Puna, 52) Altoandina Cuyana y 53) Monte. El recuadro muestra la localización del área de estudio en un mapa mundial

Asimismo, se utilizaron capas de ANP de Argentina, que fueron provistas por la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (<http://ambiente.gob.ar/>). El Sistema Federal de Áreas Protegidas (SiFAP) está integrado por el Consejo Federal de Medio Ambiente (COFEMA), la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable (SAyDS) y la Administración de Parques Nacionales (APN), que

contiene áreas protegidas nacionales, provinciales e internacionales, como Reservas de Biosfera, Sitios Ramsar, Programa el Hombre y la Biósfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (*Man and Biosphere Programme - United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization "MaB UNESCO"*) y Humedales de Importancia Internacional (Figura 3.2).



Figura 3.2 Mapa de Argentina con sus Áreas Naturales Protegidas. El recuadro muestra la localización del área de estudio en un mapa mundial

Análisis de los datos

Con el fin de seleccionar áreas prioritarias de conservación de las especies de *Aegla* en Argentina, se aplicaron métodos biogeográficos, filogenéticos y de evaluación del estado de conservación de las especies, integrados con el criterio de complementariedad. A continuación, se describen estas aproximaciones.

Método biogeográfico

Consistió en representar sobre mapas las localidades puntuales de presencia de cada especie de *Aegla*. Este procedimiento se llevó a cabo mediante el uso de ArcGis versión 10.1. Posteriormente, dichas localidades fueron superpuestas con las unidades biogeográficas de Morrone (2014, 2015a; Figura 3.1). Consecuentemente, se creó una matriz de presencia-ausencia de especies (columnas) x unidades biogeográficas o áreas (filas). En esta matriz, la presencia de una determinada especie en una unidad geográfica se indicó con un "1", mientras que su ausencia se indicó con un "0".

Método filogenético

Consistió en la construcción de un cladograma taxonómico de áreas. El mismo fue obtenido reemplazando las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004), por las provincias donde dichas especies estuvieron presentes (Figura 3.3).

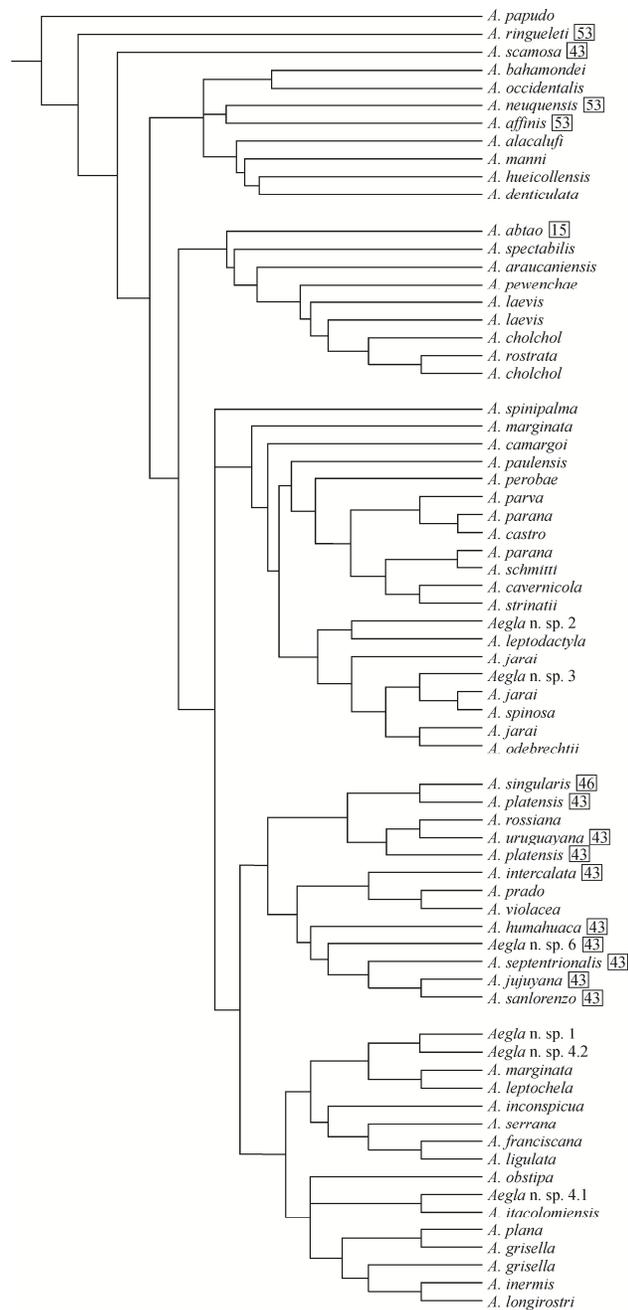


Figura 3.3 Cladograma taxonómico de áreas obtenido a partir del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004), con las especies terminales de *Aegla* y los números de las provincias biogeográficas donde se distribuyeron en Argentina: 15) Patagónica, 43) Chaqueña, 46) Selva Paranaense y 53) Monte. Si bien algunas especies estuvieron presentes en más áreas que las especificadas en esta figura, únicamente se detalló aquella a la cual aportó para su conservación (según el análisis filogenético)

Complementariedad biogeográfica/filogenética

A partir de los métodos biogeográfico y filogenético, se realizó una clasificación decreciente de las áreas teniendo en cuenta su relevancia para la conservación de *Aegla*. Este procedimiento consistió en seleccionar la primera área a conservar en base a la mayor riqueza de especies de estos pseudocangrejos. Las subsiguientes áreas fueron seleccionadas por su riqueza decreciente en relación a la primera área y evaluando su complemento biótico y filogenético, respectivamente (se fueron seleccionando sucesivamente las áreas que poseían una diversidad de especies diferente y por lo tanto complementaria a la anterior). Una vez que una segunda área era seleccionada, la tercera era elegida considerando el complemento de las primeras dos, y así continuamente hasta que dicho complemento era reducido a cero, es decir, hasta que las áreas ya no contaban con especies diferentes para seleccionar (Morrone, 1999). El complemento biótico y filogenético de un área comprende aquellos taxones no representados en una segunda área (Vane-Wright y col., 1991) o en un clado, respectivamente, para identificar la máxima diversidad biológica en la mínima cantidad de áreas (Posadas y col., 2001; Álvarez Mondragón y Morrone, 2004). De este modo, se logra optimizar el número de especies protegidas y minimizar las inversiones económicas. En aquellos casos en que las especies estaban presentes en más de una provincia, se eligió conservar el área con mayor cantidad de poblaciones de la especie en cuestión. En el análisis filogenético, también se consideró conservar principalmente aquellos clados que no estuvieran representados con especies hermanas previamente seleccionadas.

Estado de conservación

A continuación, mediante el uso de la Lista Roja de Categorías y Criterios de la IUCN (IUCN, 2012), se evaluó el estado de conservación de las especies de *Aegla* en Argentina. La metodología utilizada por este sistema de clasificación, se basa en criterios que contemplan rangos y extensiones de distribución, áreas de ocupación y datos poblacionales, entre otros. La estructuración de las categorías conforma un esquema en el que un conjunto de las mismas se agrupan por su calidad común de "amenazadas". Asimismo, es posible establecer un orden jerárquico del riesgo de extinción (Figura 3.4).

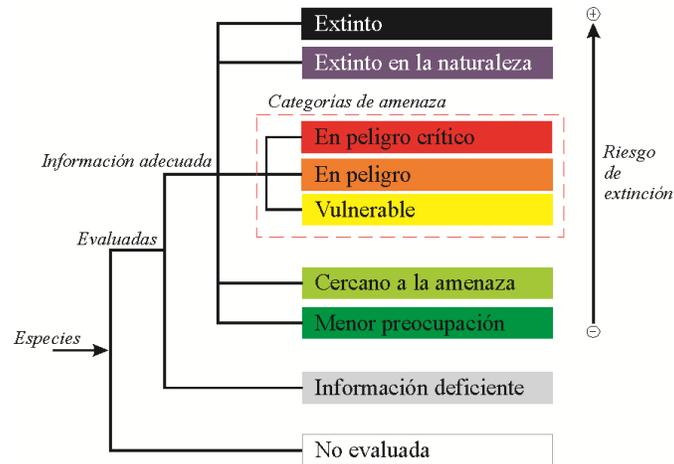


Figura 3.4 Estructura de las categorías de conservación de la IUCN (modificado de IUCN, 2012)

A continuación se describen, a grandes rasgos, las categorías de riesgo de extinción propuestas por la IUCN y los criterios que las definen. Estas se enuncian en un orden de jerarquía decreciente (para mayor detalle, revisar la Lista Roja de Categorías y Criterios de IUCN (2012), citada en la sección "Referencias Bibliográficas" de esta Tesis). Un taxón puede ser clasificado como:

- Extinto (*Extinct* "EX"): no hay duda que el último individuo del taxón en cuestión ha desaparecido.
- Extinto en la naturaleza (*Extinct in the Wild* "EW"): los individuos del taxón en cuestión sobreviven únicamente en cultivo, cautiverio o como población/es naturalizada/s fuera de su rango de distribución autóctono.
- En peligro crítico (*Critically endangered* "CR"): su riesgo de extinción es extremadamente elevado en la naturaleza y presenta los *Criterios de amenaza**.
- En peligro (*Endangered* "EN"): su riesgo de extinción es muy elevado en la naturaleza y presenta los *Criterios de amenaza**.
- Vulnerable (*Vulnerable* "VU"): su riesgo de extinción es elevado en la naturaleza y presenta los *Criterios de amenaza**.

**Criterios de amenaza*: reducción de un porcentaje específico del tamaño poblacional; reducción del rango de distribución o extensión del área de ocupación;

reducción de un porcentaje o cantidad específica de los individuos sexualmente maduros; probabilidad de extinción en la naturaleza por encima de un porcentaje determinado en un período de tiempo específico.

- Cercano a la amenaza (*Near Threatened* "NT"): su evaluación no permite incluirlo dentro de las Categorías de amenaza (CR, EN y VU). Sin embargo, sus características lo ubican cercano a ser clasificado dentro de las mismas en un futuro cercano, en caso de empeorar su estado de conservación.

- Menor preocupación (*Least Concern* "LC"): su evaluación no permite clasificarlo dentro de alguna de las tres Categorías de amenaza (CR, EN y VU). Aquí se incluyen taxones de gran abundancia y ampliamente distribuidos.

- Información deficiente (*Data Deficient* "DD"): la información disponible sobre su estado poblacional y/o distribución es inadecuada para realizar una evaluación directa o indirecta de su riesgo de extinción. Un taxón clasificado en esta categoría debe estar bien estudiado y su biología ser bien conocida, pero se requiere mayor información sobre su abundancia y/o distribución.

- No evaluada (*Not Evaluated* "NE"): cuando no ha sido evaluado según los criterios aquí descritos.

Complementariedad conservacional

Luego de la evaluación del estado de conservación de las especies de *Aegla* en Argentina, se confeccionó una clasificación jerárquica de las áreas en base al riesgo de extinción decreciente de las especies. Es decir, se ordenaron las áreas de una manera en la que se posicionaron primero aquellas que contenían mayor cantidad de especies con el riesgo de extinción más elevado. Ya que varios taxones de *Aegla* fueron clasificados dentro de la misma Categoría de amenaza, se combinó dicho criterio con la selección de las áreas en orden decreciente de riqueza de especies. En esta instancia, también se aplicó el criterio de complementariedad descrito oportunamente.

Consenso

En base a estos tres métodos (biogeográfico, filogenético y estado de conservación), se estableció un orden de consenso de las provincias biogeográficas prioritarias a conservar.

La posición de cada área en el *ranking* de consenso, estuvo definida por la coincidencia de al menos dos de ellas en el orden definido por cada análisis específico (biogeográfico, filogenético y de conservación). Sin embargo, cuando no se obtuvo dicha coincidencia, se dio prioridad al área definida por los análisis biogeográfico o filogenético, ya que estos criterios fueron considerados más precisos que aquel de la IUCN.

Conservación de las especies

Finalmente, se controló si al menos una población de cada especie de *Aegla* estaba contenida en alguna ANP previamente establecida en Argentina, y se identificaron los vacíos de conservación (lugares donde deberían ser creadas áreas protegidas).

RESULTADOS

La presencia de las especies de *Aegla* en el área de estudio fue obtenida a partir de 238 sitios (ver Apéndice 1b). Estos estuvieron contenidos desde los 22° a los 46°S y 54° a los 72°O, abarcando alrededor de unos 2500 km de distancia (medidos en línea recta) y un área superficial de alrededor de 3 millones de km² (Figura 3.1).

Las especies de *Aegla* registradas fueron 20. Estas se correspondieron con 14 taxones conocidos, complementados con dos especies nuevas (*Aegla* n. spp. 6 y 8) y otras cuatro que representaron especies potencialmente nuevas (*Aegla* n. spp. 5, 7, 9 y 10). *Aegla* n. spp. 6 y 8 fueron definidas como especies nuevas por Pérez-Losada y col. (2004) a través de análisis filogenéticos y por Barber y col. (2012) a través de estudios filogeográficos, respectivamente, aunque no fueron descritas aún. Las cuatro especies potencialmente nuevas (*Aegla* n. spp. 5, 7, 9 y 10), fueron clasificadas como tal en base a que sus caracteres diagnósticos no coincidieron con ninguna de las especies descritas hasta el momento (Tabla 3.1). Asimismo, fueron realizados análisis morfogeométricos y filogeográficos para algunas de ellas, apoyando esta hipótesis (ver el capítulo 4 de esta Tesis Doctoral; Loretán y col., 2016).

Tabla 3.1 Lista de especies de *Aegla* registradas en Argentina

orden	suborden	infraorden	superfamilia	familia	especies de <i>Aegla</i>
					<i>A. abtao</i> Schmitt, 1942
					<i>A. affinis</i> Schmitt, 1942
					<i>A. humahuaca</i> Schmitt, 1942
					<i>A. intercalata</i> Bond-Buckup y Buckup, 1994
					<i>A. jujuyana</i> Schmitt, 1942
					<i>A. neuquensis</i> Schmitt, 1942
					<i>A. platensis</i> Schmitt, 1942
Decapoda		Anomura	Galattheoidea	Aeglidae	<i>A. ringueleti</i> Bond-Buckup y col., 1994
					<i>A. saltensis</i> Bond-Buckup y Jara en Bond-Buckup y col., 2010
					<i>A. sanlorenzo</i> Schmitt, 1942
					<i>A. scamosa</i> Ringuelet, 1948
					<i>A. septentrionalis</i> Bond-Buckup y col., 1994
					<i>A. singularis</i> Ringuelet, 1948
					<i>A. uruguayana</i> Schmitt, 1942
					<i>Aegla</i> n. spp. 5, 6, 7, 8, 9, 10

Método biogeográfico

Las especies de *Aegla* se distribuyeron en 11 provincias biogeográficas: cuatro de la región Neotropical (Yungas, Chaqueña, Pampeana y Selva Paranaense), cuatro de la región Andina (Santiaguina, Maule, Bosque Valdiviano y Patagónica) y otras tres de la zona de transición de América del Sur (Puna, Altoandina Cuyana y Monte; Figura 3.1 y Tabla 3.2).

Tabla 3.2 Matriz de presencia-ausencia de las especies de *Aegla* en las provincias de las regiones Neotropical y Andina, y en la zona de transición de América del Sur

Provincias		<i>A. abtao</i>	<i>A. affinis</i>	<i>A. humahuaca</i>	<i>A. inercalata</i>	<i>A. jigjuyana</i>	<i>A. neuquensis</i>	<i>A. platensis</i>	<i>A. ringueleti</i>	<i>A. saltensis</i>	<i>A. sanlorenzo</i>	<i>A. scamosa</i>	<i>A. septentrionalis</i>	<i>A. singularis</i>	<i>A. uruguayana</i>	<i>A. n. sp. 5</i>	<i>A. n. sp. 6</i>	<i>A. n. sp. 7</i>	<i>A. n. sp. 8</i>	<i>A. n. sp. 9</i>	<i>A. n. sp. 10</i>
región Neotropical	Yungas	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Chaqueña	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
	Pampeana	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
	Selva Paranaense	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
zona de transición de América del Sur	Puna	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Altoandina Cuyana	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Monte	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
región Andina	Santiagoina	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Maule	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Bosque Valdiviano	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Patagónica	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Método filogenético

El árbol filogenético de Pérez-Losada y col. (2004) no incluyó todas las especies de *Aegla* analizadas aquí. Esto se debió a que algunas no habían sido descritas aún al momento de dicha publicación. Tal es el caso de *A. saltensis*, las especies nuevas (*Aegla* n. spp. 6 y 8) y las especies potencialmente nuevas (*Aegla* n. spp. 5, 7, 9 y 10). Sin embargo, estos taxones resultaron contenidos en las áreas seleccionadas en base a las otras especies sí incluidas en la filogenia de estos autores (Figura 3.3).

Estado de conservación

El estado de conservación de las especies de *Aegla* en Argentina definido por la Lista Roja de Categorías y Criterios de la IUCN indicó que todos los taxones estuvieron contenidos dentro de algunas de las tres Categorías de amenaza: CR/EN/VU. Por lo tanto, se considera que estos pseudocangrejos enfrentan respectivamente, un riesgo de extinción en la naturaleza extremadamente alto, muy alto o alto (Tabla 3.3). Más específicamente, seis especies estuvieron en peligro crítico (CR): *A. ringueleti*, *A. sanlorenzo*, *A. singularis*, *Aegla* n. sp. 6, *Aegla* n. sp. 7 y *Aegla* n. sp. 8, lo cual se basó en la estimación de la extensión de su presencia (EP) en una superficie menor de 100 km² (B1) y con un área de

ocupación (AO) menor de 10 km² (B2), severamente fragmentada o presentes en una única localidad de ocurrencia (a). Otras siete especies estuvieron en peligro (EN): *A. abtao*, *A. affinis*, *A. humahuaca*, *A. intercalata*, *A. jujuyana*, *A. septentrionalis* y *Aegla* n. sp. 10, clasificación basada en la estimación de la extensión de su AO como menor de 500 km² (B2). Por último, siete especies resultaron vulnerables (VU): *A. neuquensis*, *A. platensis*, *A. saltensis*, *A. scamosa* y *A. uruguayana* presentaron una estimación de la extensión de su AO como menor de 2000 km² (B2); mientras que *Aegla* n. spp. 5 y 9 presentaron poblaciones muy pequeñas, con un AO muy restringida (menor de 20 km²) y escasa cantidad de localidades de presencia, por lo que resultan susceptibles a los efectos de actividades humanas o eventos estocásticos dentro de un período de tiempo corto, pudiendo ingresar en las categorías CR o "Extintas" (D2). Asimismo, todas estas especies presentaron un declive observado continuo, inferido o proyectado (b) en su área de extensión y/o en la calidad del hábitat en el que se encontraron (iii) y en el número de ubicaciones o subpoblaciones (iv). Las especies también se caracterizaron por fluctuaciones extremas (c) en la EP (i), su AO (ii) y en el número de localidades de presencia y subpoblaciones (iii) (Tabla 3.3).

Tabla 3.3 Estado de conservación de las especies de *Aegla* en el sur de América del Sur según las Categorías y Criterios de la IUCN (2012)

Especie	Categoría*	Criterio**
<i>A. abtao</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. affinis</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. humahuaca</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. intercalata</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. jujuyana</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. neuquensis</i>	VU	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. platensis</i>	VU	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. ringueleti</i>	CR	B2ab(iii,iv)c(i,ii,iii)
<i>A. saltensis</i>	CR	B2ab(iii,iv)c(i,ii,iii)
<i>A. sanlorenzo</i>	CR	B1b(iii,iv)c(i-iii)
<i>A. scamosa</i>	VU	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. septentrionalis</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>A. singularis</i>	CR	B1b(iii,iv)c(i-iii)
<i>A. uruguayana</i>	VU	B2b(iii,iv)c(ii,iii)
<i>Aegla n. sp. 5</i>	VU	D2
<i>Aegla n. sp. 6</i>	CR	B2ab(iii,iv)c(i,ii,iii)
<i>Aegla n. sp. 7</i>	CR	B2ab(iii,iv)c(i,ii,iii)
<i>Aegla n. sp. 8</i>	CR	B2ab(iii,iv)c(i,ii,iii)
<i>Aegla n. sp. 9</i>	VU	D2
<i>Aegla n. sp. 10</i>	EN	B2b(iii,iv)c(ii,iii)

* CR, En peligro crítico; EN, En peligro; VU, Vulnerable

** Ver texto para obtener la clave de los Criterios

A continuación se detallan las características de cada especie que orientaron su categorización:

- Entre las especies clasificadas como CR, *A. ringueleti* fue registrada en una única localidad de presencia en el río Calchaquí (ciudad de Cachi, provincia de Salta, alta cuenca del río Juramento; Bond-Buckup y col. 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). *Aegla saltensis* fue conocida en un único punto del río Juramento (provincia de Salta, cuenca del río Pasaje o Salado). Estas dos especies contaron con un área de ocupación muy restringida (estimada en menos de 10 km²) y una única localidad de presencia, susceptible a los efectos de actividades humanas o a eventos estocásticos dentro de un período de tiempo corto, pudiendo ingresar en la categoría de "Extintas" (Bond-Buckup y col., 2010). *Aegla sanlorenzo* fue registrada en tres

localidades de colecta en las provincias de Jujuy (cuenca del río San Francisco) y Salta (cuenca del río Bermejo Superior), dentro de un rango geográfico de aproximadamente 80 km medidos en línea recta (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010). *Aegla singularis* fue registrada en 10 localidades de presencia al noreste del área de estudio, más precisamente en la provincia de Misiones (cuencas de arroyos de Misiones afluentes del río Uruguay y de arroyos de Misiones sobre el Río Paraná hasta Posadas), dentro de una extensión de distribución estimada de alrededor 100 km² (Ringuelet, 1948b; Bond-Buckup y Buckup, 1994; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). *Aegla* n. sp. 6, clasificada como especie nueva por Pérez-Losada y col. (2004), estuvo representada al noroeste del área de estudio, en una localidad de colecta exclusiva en el río Salado (ciudad de Juramento, provincia de Salta, cuenca del río Pasaje o Salado). *Aegla* n. sp. 7 fue registrada en una única localidad al centro-oeste del área de estudio, en el río Calingasta (provincia de San Juan, cuenca del río San Juan). Dicha población fue recolectada durante muestreos a campo, clasificada como especie potencialmente nueva y depositada en la colección de crustáceos del Laboratorio de Macrocrustáceos (INALI-CONICET-UNL). *Aegla* n. sp. 8 fue recolectada en una única localidad al sur del área de estudio, en el Arroyo Telsen (ciudad de Telsen, provincia de Chubut, cuenca de ríos y arroyos de la meseta Patagónica). Los especímenes de dicha población fueron clasificados como miembros de una nueva especie por Barber y col. (2012), pero no ha sido descrita aún. Dicho sitio también fue muestreado durante salidas de campo y los ejemplares fueron depositados en la colección de crustáceos del Laboratorio de Macrocrustáceos (INALI-CONICET-UNL).

- Entre las especies clasificadas como EN, *A. abtao* se distribuyó en 20 localidades de colecta, en cuerpos de agua del suroeste de Argentina, en las provincias de Neuquén y Río Negro. La mayoría de sus poblaciones estuvieron distribuidas en la cuenca del río Limay, y solo tres en la cuenca del río Hua-Hum. Todas las poblaciones se extendieron dentro de un rango geográfico de alrededor 250 km medidos en línea recta (Schuldt y col., 1988; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2002b, 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). *Aegla affinis* se registró en 13

localidades, al centro oeste del área de estudio, mayormente en la provincia de Mendoza y algunas poblaciones en Neuquén. Si bien esta especie se registró en cinco cuencas (Laguna Llanquanelo y ríos Atuel, Colorado, Diamante y Tunuyán), estudios previos han obtenido diferencias significativas entre individuos de meta-poblaciones del sur de Mendoza, analizados mediante biometría y morfometría geométrica. Esto se suma a la evidencia geológica que revela el aislamiento geográfico de Laguna La Blanca, que contiene poblaciones cuya clasificación taxonómica está en duda. Estas evidencias constituyen una primera aproximación para considerar a los individuos de dicho cuerpo de agua como poblaciones en vías de diferenciación (Giri y Williner, 2004), enfatizando la importancia de conservar la especie. *Aegla humahuaca* se distribuyó en 20 localidades al noroeste de Argentina, en las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). Si bien esta especie ha sido citada para cinco cuencas (alta cuenca del río Juramento, cuencas varias de La Puna y cuencas de los ríos Pasaje o Salado, Salí-Dulce y San Francisco), cuenta con estrictas especificaciones de hábitat y poblaciones de pequeño tamaño. Debe notarse que en este estudio se ponen en cuestionamiento los datos de presencia más australes citados para esta especie, ya que los muestreos a campo realizados en dicha zona no han permitido hallar ejemplares de esta especie. Además, basado en las características biológicas de *A. humahuaca*, se considera que dichos puntos estarían fuera del rango de distribución probable para la especie. Es así que se considera esos datos como representantes de poblaciones pertenecientes a otras especies de *Aegla* o bien a especies potencialmente nuevas. Hay también publicado un registro de *A. humahuaca* para el río Salado, al noroeste de la provincia de Santiago del Estero (Ringuelet, 1949b). Este punto se considera dudoso, ya que se realizaron numerosos muestreos en el área y no han sido halladas poblaciones de aéglidos de ninguna especie. *Aegla intercalata* fue registrada en 11 puntos ubicadas al noroeste de Argentina, en las provincias de Catamarca (cuenca de la falda oriental de Ambato), Salta (cuenca del río Pasaje o Salado) y Tucumán (cuenca del río Salí-Dulce) en hábitats restringidos (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Salas y César, 2007; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010). *Aegla jujuyana* se distribuyó en 16 localidades ubicadas al noroeste de Argentina, en las

provincias de Jujuy y Salta, con la mayoría de sus poblaciones en la cuenca del río San Francisco. Asimismo, una población estuvo presente en cuencas varias de la Puna, otra en la cuenca del río Bermejo medio e inferior y otra en la alta cuenca del río Juramento. Todas las poblaciones se extendieron en un rango geográfico de alrededor 150 km (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). *Aegla septentrionalis* se registró en ocho localidades ubicadas al noroeste de Argentina, en las provincias de Jujuy (cuencas varias de la Puna, parte argentina de la cuenca del río Pilcomayo y cuenca del río San Francisco) y Salta (dos poblaciones distribuidas en la alta cuenca del río Juramento). Todas las poblaciones se extendieron dentro de un rango geográfico de alrededor 300 km en hábitats restringidos y poblaciones de pequeño tamaño poblacional (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). *Aegla* n. sp. 10 fue registrada en cuatro puntos de muestreo ubicados al noreste del área de estudio, en la provincia de Misiones, en cuencas de arroyos de Misiones afluentes del río Uruguay. Dichas poblaciones fueron recolectadas durante muestreos a campo, clasificadas como especie potencialmente nueva y depositadas en la colección de crustáceos del Laboratorio de Macrocrustáceos (INALI-CONICET-UNL).

- Entre las especies clasificadas como CR, *A. neuquensis* estuvo representada por 53 localidades en las provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro (Schuldt y col., 1988; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Miserendino, 2001; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010; Barber y col., 2012 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). Esta especie fue descrita en ocho cuencas: ríos Chubut, Colorado, Limay, Negro y Neuquén; ríos y arroyos menores con vertiente atlántica entre el suroeste de Buenos Aires y el río Chubut; cuencas de ríos y arroyos de la meseta patagónica; y ríos Senguerr y Chico. Sin embargo, la extensión de distribución y tamaño de las poblaciones de esta especie han sido profundamente reducidas. Esta situación se dio a causa de deforestación y sedimentación producida por grandes fuegos y erupciones volcánicas acontecidas en dichas áreas durante las últimas décadas (de Torres Curth y col., 2008; Ghermandi y González, 2012). Esto

provocó la fragmentación del hábitat, el aislamiento de las poblaciones y consecuentemente las reducciones de su tamaño. *Aegla platensis* se distribuyó en 27 puntos de muestreo en las provincias de Buenos Aires, Catamarca, Entre Ríos, Misiones, Santa Fe y Tucumán (Ringuelet, 1959b; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). Esta especie ha sido registrada en nueve cuencas: cuenca de desagüe al Río de la Plata al sur del río Samborombón, cuenca de arroyos de Misiones sobre el Río Paraná hasta Posadas, cuenca propia del río Uruguay en Argentina, cuenca propia del Río Paraná hasta Confluencia, delta del Paraná, cuenca del arroyo Saladillo y afluentes menores del río San Javier, cuenca del río Salí-Dulce, cuenca de la falda oriental de Ambato. Sin embargo, fue calificada como VU ya que sus poblaciones están fragmentadas y son de tamaño reducido en áreas de ocupación muy restringida. *Aegla scamosa* estuvo presente en 26 localidades ubicadas en las provincias de La Pampa, Mendoza, San Juan y San Luis (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). Esta especie ha sido descrita en las cuencas de siete ríos: Colorado, cuenca del río Desaguadero y áreas vecinas sin drenaje definido, Diamante, Jáchal, Mendoza, San Juan y Tunuyán. Su clasificación como VU se justifica en que se proyecta una reducción de sus poblaciones de al menos un 30% a lo largo de los próximos diez años. *Aegla uruguayana* fue registrada en 44 sitios en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Misiones y Santa Fe (Bond-Buckup y Buckup, 1994; López-Greco y col., 2004; Viau y col., 2006; Bond-Buckup y col., 2010; César y Damborenea, 2010 y observaciones del personal del Laboratorio de Macrocrustáceos INALI-CONICET-UNL). Esta especie ha sido descrita en 13 cuencas: de los ríos Arrecifes, Carcarada, Feliciano y Gualeguaychú; cuencas de arroyos de Misiones afluentes del río Uruguay, de desagüe al Río de La Plata al sur del río Samborombón, de arroyos menores de Entre Ríos afluentes del río Uruguay, propia del Paraná medio, de arroyos del noreste de Buenos Aires, propia del río Uruguay en Argentina, del arroyo Saladillo y afluentes menores del río San Javier, de arroyos del sureste de Santa Fe y norte de Buenos Aires; delta del Paraná. Algunas de las poblaciones de esta especie han experimentado un declive en sus áreas de ocupación. Esto fue

registrado debido a contaminación, alteración del hábitat y disminución del nivel del agua provocado por la intensa explotación agrícola, irrigación de los cuerpos de agua y urbanización (por ejemplo: Burkat, 2005; Ronco y col., 2016). Se cuenta además con un registro de esta especie para la ciudad de Cacheuta, al noroeste de la provincia de Mendoza (cuenca del río Mendoza, Ringuelet, 1948a). Este punto se pone en cuestionamiento, ya que se realizaron numerosos muestreos en el área y no han sido hallados ejemplares de esta especie. Asimismo, dicho punto se ubica en un sistema de cuencas diferente al que se ubican las restantes poblaciones de la especie. Se propone la revisión de este registro para confirmar su clasificación taxonómica. Las especies *Aegla* n. spp. 5 y 9 fueron halladas en dos y tres sitios cada una, en cuerpos de agua del noroeste, en las provincias de Catamarca (cuenca del río Abaucán) y La Rioja (cuenca de los ríos Vinchina-Bermejo), respectivamente. Dichas poblaciones fueron recolectadas durante muestreos a campo, clasificadas como especies potencialmente nuevas y depositadas en la colección de crustáceos del Laboratorio de Macrocrustáceos (INALI-CONICET-UNL).

Consenso

Los criterios biogeográfico y filogenético basados en el método de complementariedad biótica dieron una clasificación decreciente de áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* que incluyó cuatro provincias biogeográficas cada uno: Chaqueña, Monte, Selva Paranaense y Patagónica, el primero; y Chaqueña, Monte, Patagónica y Selva Paranaense, el segundo. Por otro lado, la clasificación de áreas definida por el estado de conservación de las especies de *Aegla* en Argentina incluyó siete provincias biogeográficas: Monte, Chaqueña, Selva Paranaense, Yungas, Patagónica, Puna y Pampeana. En base a estos tres criterios, se produjo una secuencia consenso de orden jerárquico decreciente para conservar las especies de *Aegla* en las regiones Neotropical y Andina de Argentina. La misma estuvo integrada por siete provincias biogeográficas prioritarias: Chaqueña, Monte, Selva Paranaense, Patagónica, Yungas, Puna y Pampeana (Tabla 3.4).

Tabla 3.4 Clasificación jerárquica decreciente de las provincias biogeográficas prioritarias para la conservación de *Aegla*, definidas mediante abordajes biogeográfico, filogenético y de conservación (cada uno en combinación con complementariedad). También se muestra el correspondiente consenso

	Análisis			Consenso
	Biogeográfico	Filogenético	Conservación	
Clasificación decreciente de las provincias biogeográficas	Chaqueña	Chaqueña	Monte	Chaqueña
	Monte	Monte	Chaqueña	Monte
	Selva Paranaense	Patagónica	Selva Paranaense	Selva Paranaense
	Patagónica	Selva Paranaense	Yungas	Patagónica
			Patagónica	Yungas
			Puna	Puna
			Pampeana	Pampeana

La provincia Chaqueña resultó la primera área definida en el consenso, ya que fue indicada como la más importante para conservar según los criterios biogeográfico y filogenético. Esta tiene prioridad para recibir acciones de conservación. Sin embargo, para el cuarto y quinto puesto de las áreas consenso, no hubo coincidencia de al menos dos de las tres provincias prioritarias definidas por cada análisis. En este caso, el análisis biogeográfico definió la provincia Patagónica, el filogenético la Selva Paranaense y el análisis de conservación, las Yungas. Es así que se optó por dar prioridad a la provincia determinada por el análisis biogeográfico, segunda importancia a aquella determinada por el análisis filogenético y finalmente a aquella definida por la evaluación del estado de conservación. Ya que la provincia definida por el análisis filogenético había sido incluida previamente en el orden consenso, se colocó en el cuarto lugar a la provincia determinada por el análisis biogeográfico (Patagónica) y en quinto lugar a aquella especificada por el análisis de conservación (Yungas). Con respecto a las últimas dos provincias del consenso, estas fueron determinadas exclusivamente por el criterio de conservación (Tabla 3.4).

Conservación de las especies

Al menos una población de las siguientes ocho especies de *Aegla*, del total de 20 que se registraron en Argentina (es decir, un 40%), estuvo contenida dentro de alguna ANP

previamente reconocida en el país: *A. abtao*, *A. humahaca*, *A. jujuyana*, *A. platensis*, *A. sanlorenzo*, *A. scamosa*, *A. septentrionalis* y *A. uruguayana*.

DISCUSIÓN

Mediante la combinación de estudios biogeográfico, filogenético y de estado de conservación, maximizados mediante la implementación de complementariedad, se identificó una secuencia de siete áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* en Argentina. Las provincias con mayor riqueza y endemidad de especies, y consecuentemente con mayor prioridad de conservación, estuvieron al noroeste de Argentina (Chaqueña), centro oeste del país (Monte) y noreste de la República (Selva Paranaense). Otra provincia de prioridad secundaria estuvo en la zona suroeste (Patagónica). Las de tercer prioridad, en zonas separadas del noroeste (Yungas y Puna) y centro este (Pampeana). Las 20 especies de *Aegla* distribuidas en dichas provincias estuvieron todas dentro de las Categorías de amenaza (CR/EN/VU). Adicionalmente, sólo ocho especies presentaron al menos una población contenida en algún ANP de Argentina, sustentando la hipótesis que los vacíos de conservación para dicho taxón son de gran preocupación.

La conservación de la biodiversidad representa una preocupación ambiental primordial, por lo que es esencial la identificación de áreas prioritarias y la clasificación de las mismas en una red de reservas (Luna-Vega y col., 2010). Una forma de abordar dichos aspectos es a través de la implementación de métodos biogeográficos (Whittaker y col., 2005; Luna-Vega y col., 2010). La biogeografía de la conservación, como subdisciplina de la biogeografía y de la biología de la conservación, constituye una herramienta de análisis acorde para dicho fin. En el presente estudio, fueron implementados los métodos de dicha aproximación con el objetivo de conocer la distribución de *Aegla* en Argentina y seleccionar áreas para conservar la diversidad de sus especies. A partir del mismo, se elaboró un orden decreciente de áreas que incluyó cuatro provincias biogeográficas: Chaqueña, Monte, Selva Paranaense y Patagónica.

Además de tener en cuenta los aspectos distribucionales actuales de los taxones, las acciones de protección de la biodiversidad también requieren del conocimiento de su

historia evolutiva. Sin embargo, esta característica es raramente tenida en cuenta al aplicarse esfuerzos de conservación. Algunas excepciones las constituyen los estudios realizados por Vane-Wright y col. (1991), Freire y col. (1998), Posadas y col. (2001) y Magris y col. (2010). Los índices basados en información filogenética miden los componentes evolutivos de biodiversidad y permiten la identificación de áreas que aseguren la preservación de taxones filogenéticamente raros. Los cladogramas pueden resumir la evolución de las historias de vida de los taxones, representando una herramienta de análisis poderosa. Más aún, la combinación de información geográfica y cladogramas, representa un aporte relevante hacia la inclusión de información histórica en estudios de conservación de la biodiversidad (Posadas y col., 2001). La utilización de estos dos abordajes integrados, ha sido implementada en estudios de conservación de biodiversidad a lo largo de las últimas tres décadas (por ejemplo: Grehan, 1989, 1993; Vane-Wright y col., 1991; Morrone y Crisci, 1992; Espinosa Organista y Morrone, 1998; Morrone, 1999, 2000; Luna-Vega y col., 2010, entre otros). De la misma forma, en el presente estudio se creó un cladograma de áreas agregando a las especies terminales del árbol filogenético publicado por Pérez-Losada y col. (2004), las provincias donde dichas especies se encontraron. A partir del mismo, se elaboró un orden decreciente de áreas que incluyó cuatro provincias biogeográficas: Chaqueña, Monte, Patagónica y Selva Paranaense.

La Lista Roja de Categorías y Criterios de la IUCN representa una metodología de análisis que ha sido aplicada en varias ocasiones para categorizar el riesgo de extinción de las especies de *Aegla* (por ejemplo, Jara, 1995; Bahamonde y col., 1998; Pérez-Losada y col., 2002a; Jara y col., 2006; Bond-Buckup y col., 2008; Santos y col., 2013, 2015). Asimismo, Pérez-Losada y col. (2002a) afirmaron que la clasificación de los aéglicos mediante esta lista, es una necesidad primaria para su conservación. En el presente estudio, estas categorías y criterios fueron implementados para evaluar el estado de conservación de *Aegla* en Argentina, resultando la totalidad de las mismas dentro de las Categorías de amenaza. A partir de dicho análisis, se obtuvo una clasificación decreciente del riesgo de extinción de las especies. Las especies clasificadas como CR estuvieron distribuidas en las provincias Chaqueña y Monte y las de la categoría EN, estuvieron distribuidas mayormente en la provincia Chaqueña. Esto sustentó la elección de dichas provincias en base a su complementariedad geográfica y filogenética como áreas prioritarias y sobresaltando la

importancia de las especies para su conservación. Por otro lado, áreas como estas, con alta concentración de especies endémicas deberían ser seleccionados en cualquier estrategia de conservación de biodiversidad, ya que la pérdida de las mismas podría implicar la extinción de linajes únicos y exclusivos (Luna-Vega y col., 2010). Subsecuentemente, en base a las áreas donde estas especies estuvieron presentes, se elaboró un orden decreciente que incluyó siete provincias biogeográficas: Monte, Chaqueña, Selva Paranaense, Yungas, Patagónica, Puna y Pampeana.

Internacionalmente, se recomienda que un porcentaje de más del 15% de la superficie de un país debe estar contenido en ANP (Tagliorette y Mansur, 2008). Sin embargo, la proporción actual de dichas áreas en Argentina no resulta suficiente para suplir estas recomendaciones. Al mismo tiempo, su distribución es irregular entre las distintas ecorregiones, llegando a tener algunas de estas últimas un porcentaje protegido menor al 5% de sus superficies. Esto hace que se torne urgente la implementación de estudios y consecuentes acciones de conservación (Burkat, 2005). Las provincias Chaqueña, Monte, Selva Paranaense y Pampeana son algunas de las ecorregiones deficientemente protegidas, coincidiendo con la selección consenso de las tres primeras y séptima áreas prioritarias a conservar definidas en este análisis. En concordancia, Pérez-Losada y col. (2009) concluyeron que la conservación de la región noreste de Argentina (Selva Paranaense), entre otras, preservaría la mayor cantidad de especies y de diversidad genética de *Aegla*. No obstante esta selección de áreas, la mayoría de las especies de este taxón presentan rangos distribucionales más bien acotados dentro de las provincias biogeográficas, restringidos a una única cuenca de drenaje o exclusivos de un único cuerpo de agua (Ringuelet, 1948a, 1949b, 1959b; Schuldt y col., 1988; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Miserendino, 2001; Pérez-Losada y col., 2002b, 2004; López-Greco y col., 2004; Viau y col., 2006; Salas y César, 2007; Bond-Buckup y col., 2008, 2010; César y Damborenea, 2010; Barber y col., 2012). Adicionalmente, las características geográficas del sur de América del Sur como la cordillera de los Andes, la Cordillera de la Costa en Chile y la Sierra de Mar en Brasil, actúan como barreras a la dispersión de *Aegla*. Por lo tanto, un estudio más efectivo sobre la conservación y manejo de las especies de este taxón debería realizarse en base a una regionalización de menor escala, en unidades de conservación más pequeñas, tal como fue sugerido por Pérez-Losada y col. (2009).

Las poblaciones de *Aegla* recientemente recolectadas de muestreos a campo y denominadas como especies potencialmente nuevas, podrían ser clasificadas en la categoría DD de IUCN. Dicha clasificación podría hacerse ya que la información con la que se cuenta para estas especies es relativamente escasa. Sin embargo, la categorización realizada en este estudio y descrita en los párrafos precedidos, se basó en datos de distribución y/o de estado poblacional con los que se cuenta hasta el momento, para realizar de esta manera un uso positivo de la información disponible. De todos modos, se considera que deberían llevarse a cabo mayor cantidad de estudios para mostrar que las clasificaciones de amenaza en las que se incluyeron las especies de este estudio, son las apropiadas.

Extensos usos y pruebas del sistema de clasificación de la IUCN sugieren fehacientemente que es robusto para la mayoría de los organismos. Sin embargo, sus consideramos se presentan demasiado generales y algunos aspectos relevantes como la historia de vida de las especies, no son tenidos en cuenta en el proceso de evaluación. Por lo tanto, el riesgo de extinción podría ser sub o sobre estimado en ciertos casos particulares (IUCN, 2012). Es por ese motivo, que en este estudio se lo considera el método menos preciso de los tres implementados. En consecuencia, se propone la realización a futuro de una nueva categorización para la clasificación del riesgo de extinción de las especies, contemplando cuestiones como las habilidades de dispersión de los organismos, sus ciclos de vida, rangos distribucionales, historias de vida, conectividad de los cuerpos de agua secundarios con los ríos principales de las cuencas, tamaños y dinámicas poblacionales (reclutamiento, porcentaje de machos y hembras). Del mismo modo, deberían considerarse la calidad de los ambientes donde se encuentran presentes los taxones, en base a los efectos locales de eventos naturales (como por ejemplo erupciones volcánicas y terremotos) y actividades humanas (como por ejemplo la urbanización y el uso del suelo).

Los criterios biogeográfico, filogenético y de estado de conservación aplicados en este estudio para lograr una clasificación decreciente de áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* en Argentina, fueron maximizados por la implementación de complementariedad. En apoyo al presente trabajo, Williams y Humphries (1994) argumentaron que la contribución más grande para la evaluación de la biodiversidad proviene de la complementariedad más que desde las medidas filogenéticas por sí mismas. Asimismo, Posadas y col. (2001) expresaron que es necesario integrar diferentes

aproximaciones o metodologías, como por ejemplo, riqueza de especies, historia evolutiva de los taxones, áreas de endemismos y complementariedad entre biotas, para alcanzar una perspectiva amplia acerca de las prioridades de conservación.

El análisis aquí desarrollado representa una base que puede ser usada para la implementación de políticas de conservación que incluyan a *Aegla*. Asimismo, este estudio puede reflejar el comportamiento de otros grupos taxonómicos dulceacuícolas similares a estos pseudocangrejos. De igual manera, este estudio provee datos de base para la elaboración de un atlas biogeográfico del sur de América del Sur. Los atlas constituyen herramientas de gran utilidad para ser usados como guía en la designación de una red de reservas a escala local y global. Incluso puede aportar información para la realización de interpretaciones generales acerca de la planificación de áreas protegidas (Luna-Vega y col., 2010).

CAPÍTULO 4

Nuevos registros de *Aegla* (Aeglidae: Decapoda: Anomura) en la Argentina

INTRODUCCIÓN

Como se ha mencionado oportunamente, las relaciones sistemáticas de las especies de *Aegla* son poco claras (Martin y Abele, 1986; Pérez-Losada y col., 2004; Bond-Buckup y col., 2008) debido a la constante descripción de nuevas entidades. Asimismo, se realizan ampliaciones de la distribución de las especies conocidas (Bond-Buckup y col., 2010) y el origen monofilético de algunas especies ha sido motivo de debate (Pérez-Losada y col., 2004; Giri y Collins, 2014; Marchiori y col., 2014, 2015).

La morfología y biometría de este grupo han sido estudiadas previamente, hallándose variaciones interespecíficas menos evidentes y variaciones intraespecíficas más marcadas (Ortmann, 1902; Schmitt, 1942; Vaz-Ferreira y col., 1945; Ringuelet, 1948b, 1949a, b, 1959a, b, 1960). Los caracteres comúnmente usados en estudios taxonómicos de estos aéglicos dulceacuícolas incluyen: largo total del cefalotórax, ancho y curvatura del seno extra orbital, largo de la espina orbital, prominencia y carena del rostro y presencia de ornamentos (espinas, escamas o tubérculos) en el epímero II, en la base del ísquio del quelípedo y en el tercero y cuarto esternito torácico (Schmitt, 1942; Ringuelet, 1949a; Bond-Buckup y Buckup, 1994; Figura 4.1).

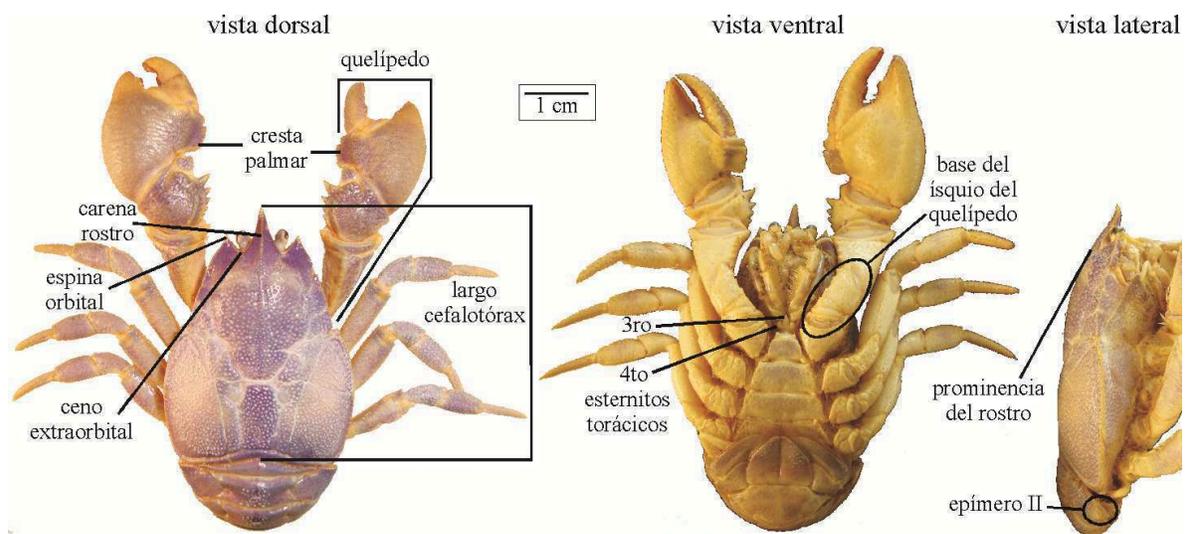


Figura 4.1 Caracteres diagnósticos comúnmente utilizados en estudios taxonómicos de

Aegla

En general, la delimitación de las especies basada en caracteres diagnósticos no siempre resulta un método eficiente (Wiens y Servedio, 2000). Con el devenir tecnológico, los enfoques tradicionales utilizados en las clasificaciones taxonómicas, están siendo complementados con métodos geométricos (Corti, 1993; Rohlf y Marcus, 1993). Estos últimos evalúan aspectos cualitativos y cuantitativos de las especies, resultando muy eficaces en la comparación de formas (Monteiro y dos Reis, 1999). Uno de ellos es la Morfometría Geométrica (MG), que combina conceptos de biología, estadística y geometría. A través de una imagen digitalizada, y previa remoción de los efectos de localización, orientación y tamaño de los organismos, esta aproximación analiza la variación de forma y tamaño de los mismos (Adams y col., 2013; Klingenberg, 2013), así como su covariación con otros factores (Rohlf, 1999). Esto último resulta de gran relevancia, ya que constituye una parte integral de la biología de los organismos (Adams, 1999). La metodología desarrollada para llevar a cabo análisis morfogeométricos se basa en la ubicación de coordenadas cartesianas de *landmarks* (LM) seleccionados para aproximar curvas y áreas (Dryden y Mardia, 1998) y la deformación de cuadrículas (Thompson, 1917). Los LM son puntos anatómicos con una ubicación determinada en el objeto a analizar. Estos permiten realizar la comparación de caracteres homólogos que representan la forma (Monteiro y dos Reis, 1999). La condición de homología que deben cumplir los *landmarks* en este tipo de análisis morfométrico, no es aquella que se aplica a la homología biológica (Bookstein, 1994), sino a la homología topológica. La homología biológica hace referencia a estructuras y no a "puntos infinitesimales", no considera un parámetro, sino su presencia o ausencia (Bookstein, 1994; MacLeod, 1999). Por su parte, los puntos o LM se colocan sobre los organismos considerando referencias morfológicas estables y conformando una configuración en su conjunto (Zelditch y col., 2004). A través del análisis de esta última, la MG también genera un conjunto de variables que se pueden utilizar para contrastar hipótesis estadísticas (Klingenberg, 1996; Adams y col., 2013).

La Morfometría Geométrica ha sido implementada sola (Giri y José de Paggi, 2006) o en combinación con técnicas moleculares (Davis y col., 2016). La aplicación de esta herramienta de análisis en crustáceos decápodos resulta muy interesante ya que cuentan con un exoesqueleto conformado por una pieza única y rígida, dotado de espinas y suturas que facilitan la ubicación precisa de los *landmarks* (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy, 2008;

Trevisan y col., 2012). La MG ha sido utilizada en crustáceos para caracterizar la forma de individuos de diferentes poblaciones, los rangos geográficos de distintas especies, como evidencia de diferencias regionales y ambientales y para comparar poblaciones aisladas geográficamente (Konan y col., 2010; Silva y col., 2010; Bissarro y col., 2012; Torres y col., 2014). En *Aegla*, esta herramienta ha sido empleada en estudios de variación interespecífica, ontogenética, dimorfismo sexual y patrones clinales y evolutivos (Giri y Collins, 2004, 2014; Collins y col., 2008; Giri y Loy, 2008; Barría y col., 2011, 2014; Hepp y col., 2012; Marchiori y col., 2015).

En este trabajo se analizó la variabilidad en la forma de poblaciones de *Aegla*, en relación a dos nuevos registros para la familia en Argentina: por un lado (i) en la provincia de San Luis, y por el otro (ii) en la provincia de Catamarca (Figura 4.2). Mediante la implementación de Morfometría Geométrica como herramienta de análisis, se buscó dilucidar si los nuevos registros se trataban de ampliación en la distribución de especies conocidas, la delimitación de poblaciones con caracteres diagnósticos inconsistentes o la determinación como especie potencialmente nueva de *Aegla*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y origen de los datos

El análisis se basó en dos nuevos registros en Argentina para la familia Aeglidae, uno originario de la localidad de Potrero de Funes (provincia de San Luis), y el otro proveniente del Valle de Chaschuil (provincia de Catamarca). El material se obtuvo a partir de muestreos realizados a campo entre los años 2001 y 2013. Los datos de coordenadas geográficas, altura y temperatura del agua fueron registrados mediante equipo digital e instrumental de campo. Las muestras fueron analizadas mediante la clave para la identificación de las especies de *Aegla* propuesta por Bond-Buckup y Buckup (1994) y la descripción hecha por Bond-Buckup y col. (2010) (para más detalles ver "Materiales y Métodos" de la presente Tesis Doctoral). A continuación se describe el material de estudio.

Potrero de Funes, San Luis

Los ejemplares de Potrero de Funes fueron obtenidos de un cuerpo de agua en forma de arroyo con una profundidad variable entre 0,1 y 1 metro. Este cuerpo de agua se encontró ubicado en -33,223833 -66,237861, a una altura de 965 msnm y una temperatura de 21°C. El agua se caracterizó por su gran contenido en materia orgánica y presencia de residuos aportados por el ser humano (botellas, bolsas, vidrios, etc.). Esta muestra contó con 13 individuos que fueron analizados en comparación con poblaciones de especies seleccionadas mediante un criterio geográfico, es decir, en base a su distribución más cercana en relación a dicho nuevo registro de *Aegla* (ver Apéndice 4.1 y Figura 4.2). Estas muestras se correspondieron con:

- 247 individuos de 11 poblaciones de *A. affinis* provenientes de las provincias de Neuquén y Mendoza.
- 89 individuos de 17 poblaciones de *A. neuquensis* de las provincias de Chubut y Neuquén.
- 42 individuos de tres poblaciones de *A. riolimayana* distribuidas en la provincia de Neuquén.
- 291 individuos de 14 poblaciones de *A. scamosa* provenientes de las provincias de San Juan y Mendoza.

Valle de Chaschuil, Catamarca

Los ejemplares provenientes del Valle de Chaschuil fueron obtenidos de un cuerpo de agua en forma de arroyo con una profundidad de 10 cm. Este cuerpo de agua se encontró ubicado en -27,787611 -68,087556, a una altura de 3067 msnm y una temperatura de 15,4 °C. El agua se caracterizó por su elevada transparencia. Esta muestra contó con 47 individuos que al igual que en el caso del registro de San Luis, fueron analizados en comparación con poblaciones de especies seleccionadas mediante un criterio geográfico, es decir, en base a su distribución más cercana en relación al nuevo registro de *Aegla* en Catamarca (Figura 4.2). Estas muestras se correspondieron con las siguientes poblaciones:

- 25 individuos de *A. intercalata* provenientes del Arroyo Piedras Blancas de la provincia de Catamarca (-28,022778 -65,941778).

- 11 individuos de *A. platensis* del Dique La Angostura, localidad de El Mollar, provincia de Tucumán (-26,923056 -65,681917).
- 31 individuos de *A. ringueleti* de la localidad de Cachi, en la provincia de Salta (-25,121011 -66,159642).
- 26 individuos de *A. scamosa* provenientes de la localidad de Iglesia, en la provincia de San Juan (-30,510556 -69,308333).

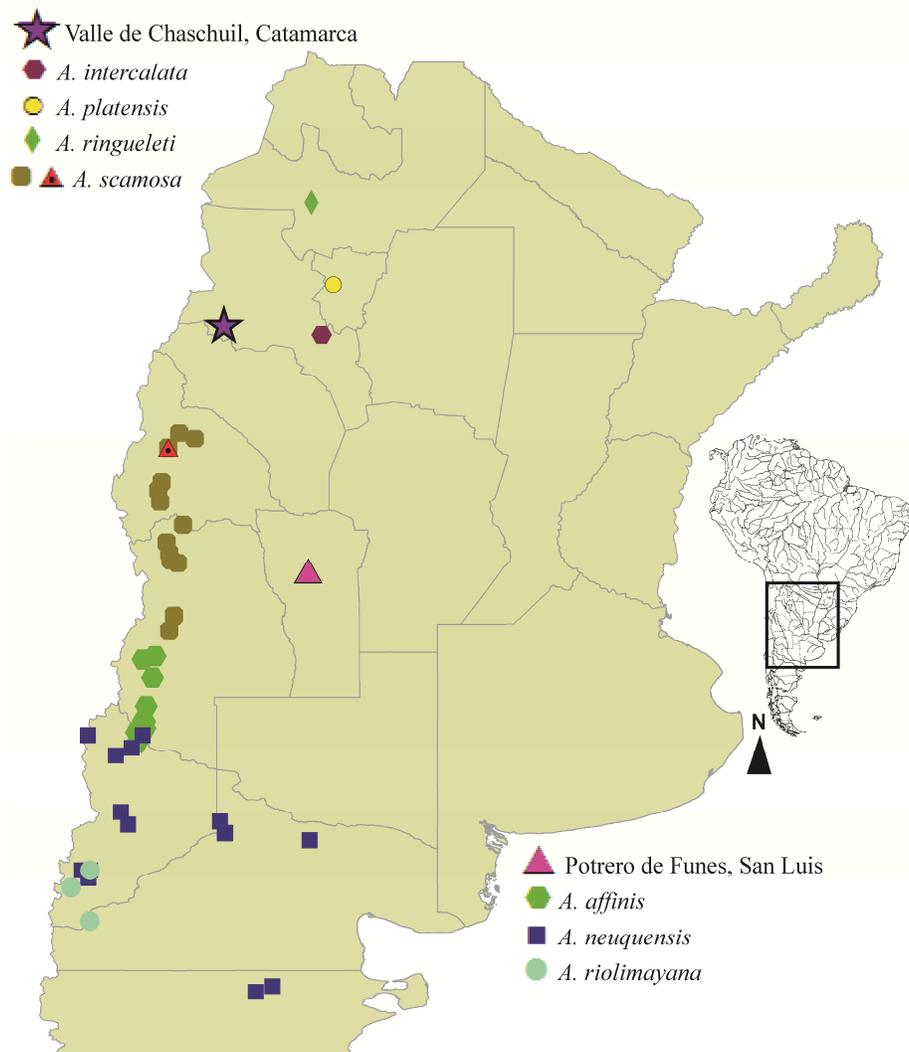


Figura 4.2 Ubicación geográfica de los nuevos registros de *Aegla* en las provincias de San Luis (triángulo más grande) y Catamarca (estrella), Argentina. También se incluyen las poblaciones en relación a las que fueron analizadas, representadas con distintos símbolos.

El recuadro muestra la ubicación del área estudiada en un mapa de América del Sur

Análisis de los datos

Mediante análisis de Morfometría Geométrica, se realizaron estudios de variaciones de forma. A continuación se describen las estructuras características de los organismos y se detallan los procesos involucrados en dicho estudio. Estos incluyeron la obtención de imágenes digitales del cefalotórax de los aeglidos en condiciones controladas de laboratorio y la selección de las configuraciones de *landmarks*. Además, se describen las mediciones de error en las fotografías (calculado para un mismo ejecutor y entre distintos ejecutores) y en la colocación de LM (mismo ejecutor sobre misma fotografía en momentos independientes y sobre fotografías diferentes de un mismo organismo).

Obtención de imágenes digitales

La captura de fotografías constituye una etapa fundamental. El modo de obtención debe ser estricto y realizarse de una manera metódica, para asegurarse la correcta representatividad de los objetos a estudiar (Rohlf y Slice, 1990). Principalmente se debe evitar o minimizar la distorsión de la forma de los mismos. Esto puede lograrse respetando el plano focal, utilizando siempre los mismos parámetros para determinarlo, es decir, manteniendo la posición y ubicación del objeto a ser fotografiado. También es importante respetar la distancia focal, aunque de ser necesario esta puede variar de una fotografía a otra (de un organismo a otro). En cada fotografía debe incluirse una escala, ya que los estudios de morfometría permiten estudiar la forma y el tamaño de los individuos por separado o conjuntamente (Monteiro y dos Reis, 1999; Zelditch y col., 2004). También es importante que la persona que se encarga de la toma de fotografías (ejecutor), sea siempre la misma.

En este trabajo, las fotografías se obtuvieron con una cámara digital *Sony Cyber-shot* con una definición de la imagen de 12,1 megapíxeles. La misma se colocó frente al material a fotografiar, sostenida por un trípode. Los ejemplares de *Aegla* bajo estudio se posicionaron dorsalmente sobre una placa cuadrada de vidrio con una de sus superficies provista de un adhesivo de color negro uniforme, de modo que permita contrastar con las tonalidades claras característica de estos organismos. Dicha superficie también incluyó una porción de hoja milimetrada para usar como referencia de tamaño. Esta placa se apoyó sobre cuatro bulones de cabeza plana y con posibilidad de girarlos libremente para ajustar la altura y nivelación de la mencionada placa. A su vez, los bulones se insertaron en la

superficie apical de una columna cuadrangular de madera maciza. Previo al inicio de cada sesión fotográfica, se midió la horizontalidad de la cámara de fotos y de la mencionada placa. Esto se realizó mediante un instrumento de nivelación comúnmente utilizado en la construcción de viviendas o edificios. Este nivel consiste en un dispositivo metálico provisto de un pequeño tubo de cristal transparente ubicado horizontalmente, relleno de un líquido verde y con una burbuja de aire en su interior. Esta última presenta un tamaño de modo que cuando el nivel está apoyado sobre una superficie plana, la burbuja queda exactamente ubicada entre dos marcas de referencia posicionadas en el centro del mencionado tubo. En caso que la misma no quedara ubicada en la posición mencionada previo al momento de tomar las fotografías, se procedió a girar la cámara de fotos y/o a enroscar o desenroscar los bulones sobre los que se posicionó la placa, hasta lograr la correcta nivelación de ambos dispositivos. Alrededor del objeto a ser fotografiado se dispuso un sistema de iluminación eléctrica de tal forma que se evitaran sombras y se lograra una fiel representatividad (Figura 4.3).



Figura 4.3 Toma de fotografías de los ejemplares de *Aegla* para el análisis de Morfometría Geométrica

La toma de imágenes se realizó respetando el plano focal así como la posición centrada de los organismos sobre la placa de apoyo (Zelditch y col., 2004). La distancia focal se mantuvo en la gran mayoría de los casos. Si bien fueron dos las personas que tomaron las fotografías, se mantuvieron las condiciones mencionadas y se realizó la prueba para medir error entre ambos ejecutores.

En la mayoría de las oportunidades se utilizaron ejemplares completos, es decir, provistos de ambos quelípedos y tres pares de pereiópodos. Si bien fueron incluidos en los análisis algunos individuos sin estas estructuras, la condición para todos los ejemplares fue que el cefalotórax estuviese en buen estado (sin rupturas ni deformaciones evidentes). De este modo, se buscó aprovechar la mayor cantidad de datos disponibles y lograr una correcta caracterización de las poblaciones seleccionadas.

Configuraciones de *landmarks*

Potrero de Funes, San Luis

En este caso se utilizó una configuración de 25 *landmarks* en base a la que se calculó la simetría objeto, pudiéndose identificar un eje de simetría y dos mitades ubicadas a cada lado del cefalotórax. Posteriormente se realizó un emparejamiento que generó un componente simétrico en representación del promedio de la variación entre el lado izquierdo y derecho del cefalotórax de los individuos (Figura 4.4 y Tabla 4.1). De este modo se logró reducir la cantidad de *landmarks* pares a la mitad, utilizándolos junto con los *landmarks* impares ubicados sobre el eje de simetría (LM 1, 10 y 25). La reducción de variables resulta de gran relevancia para lograr robustez y aumentar el poder estadístico del análisis. Además, la utilización completa de la configuración de *landmarks* resulta parcialmente redundante por ser el cefalotórax de estos organismos una estructura simétrica (Klingenberg y McIntyre, 1998; Klingenberg y col., 2002, 2015).

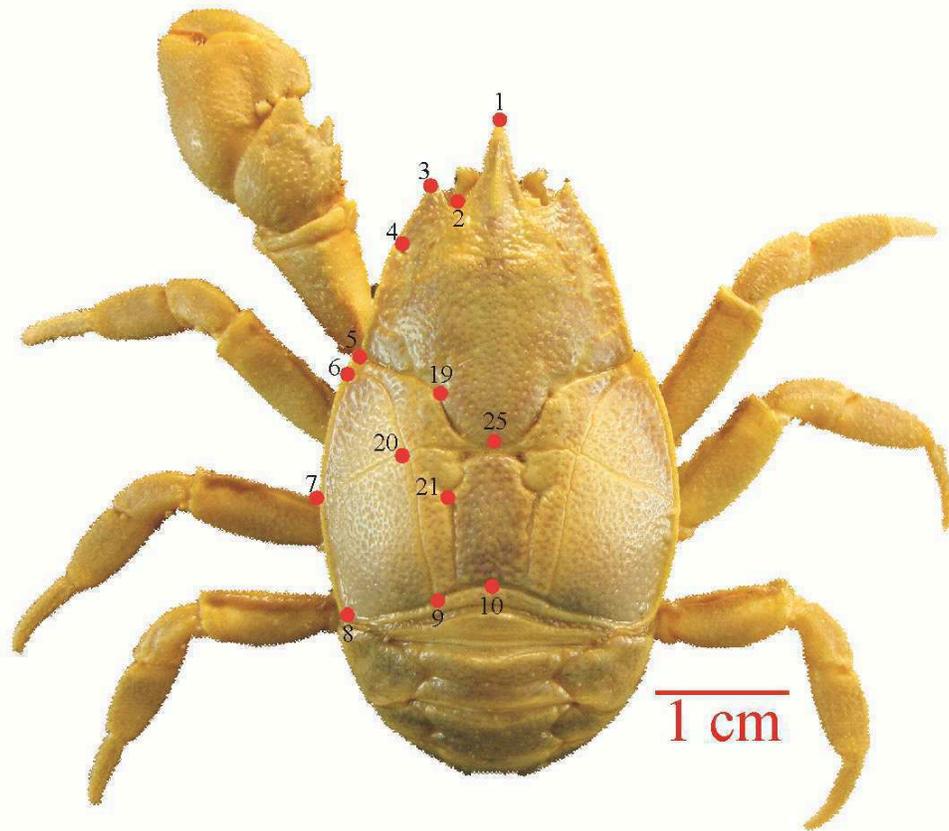


Figura 4.4 *Landmarks* simétricos correspondientes a la mitad de la configuración utilizada y *landmaks* no simétricos correspondientes al eje de simetría (1, 10 y 25) para analizar las poblaciones de *Aegla* en relación al nuevo registro de San Luis

Tabla 4.1 Descripción y localización de los *landmarks* utilizados para analizar las poblaciones de *Aegla* en relación al nuevo registro de San Luis

	localización	número
Extremo del rostro		1
Concavidad máxima de los senos orbitales		2 y 18
Extremo de la espina antero-lateral		3 y 17
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático		4 y 16
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático		5 y 15
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>		6 y 14
Unión entre la línea branchial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i> (ancho máximo del cefalotórax)		7 y 13
Vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax)		8 y 12
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal		9 y 11
Extremo centro-posterior del cefalotórax		10
Surco cervical del área gástrica		19 y 24
Extremos posterior y anterior de la " <i>bar line</i> "		20 y 23
Vértice medio de la areola		21 y 22
Centro anterior de la areola		25

Los LM que se emplearon en este análisis fueron de tipo I, II y/o III. Los LM de tipo I son los que se colocaron donde hay unión discreta de tejidos, es decir, donde se juntaron suturas, en puntas de espinas u otro tipo de estructuras inequívocamente identificables, como por ejemplo el extremo distal del rostro (LM 1 de Figura 4.4). Los de tipo II son los que se colocaron en sitios de máxima concavidad o convexidad, como por ejemplo en la concavidad máxima de los senos orbitales (LM 2 de Figura 4.4). Los LM de tipo III son los que caracterizaron puntos extremos, como por ejemplo el ancho máximo del cefalotórax (LM 7 de Figura 4.4; Bookstein, 1991; Torres y col., 2014).

Valle de Chaschuil, Catamarca

En el análisis de este nuevo registro se utilizó una configuración de 27 *landmarks* y *semilandmarks* (Figura 4.5 y Tabla 4.2).

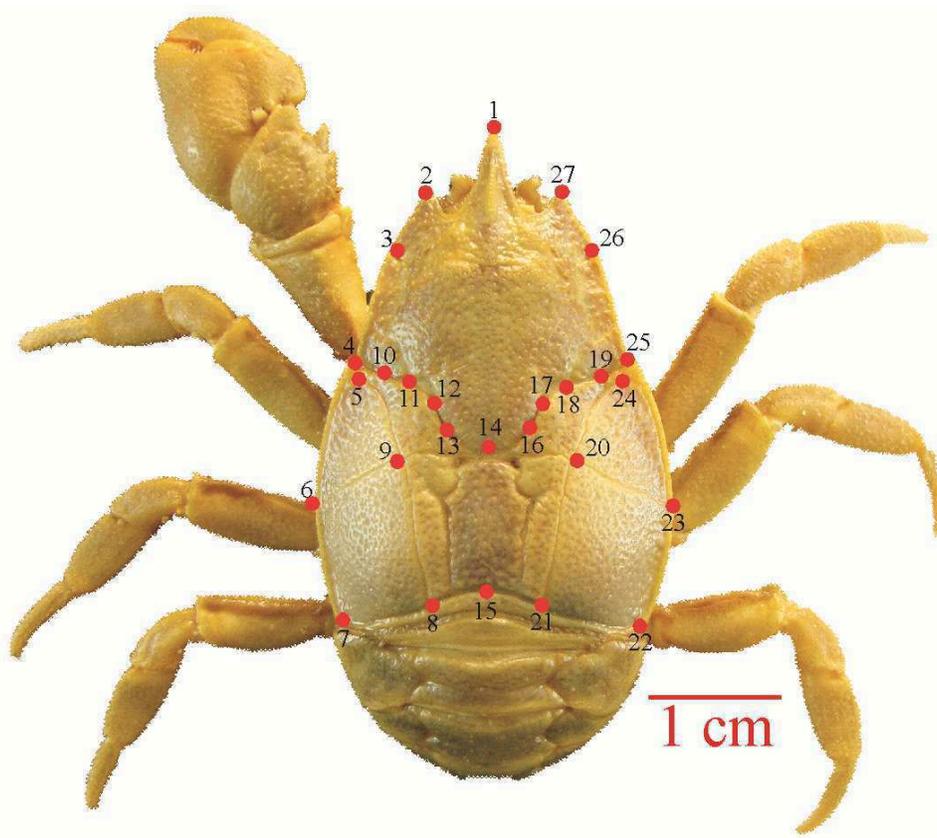


Figura 4.5 Configuración de *landmarks* y *semilandmarks* utilizada para analizar las poblaciones de *Aegla* en relación al nuevo registro de Catamarca

Tabla 4.2 Descripción y localización de los *landmarks* y *semilandmarks** utilizados para analizar las poblaciones de *Aegla* en relación al nuevo registro de Catamarca

localización	número
Extremo del rostro	1
Extremo de la espina antero-lateral	2 y 27
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	3 y 26
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	4 y 25
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	5 y 24
Unión entre la línea branchial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i> (ancho máximo del cefalotórax)	6 y 23
Vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax)	7 y 22
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	8 y 21
Extremos posterior y anterior de la " <i>bar line</i> "	9 y 20
Surco cervical 1	10 y 19*
Surco cervical 2	11 y 18*
Surco cervical del área gástrica 1	12 y 17
Surco cervical del área gástrica 2	13 y 16*
Centro anterior de la areola	14
Extremo centro-posterior del cefalotórax	15

Al igual que en el análisis de la población de Potrero de Funes, los LM que se emplearon en este caso fueron de tipo I, II y/o III. Además se utilizaron *semilandmarks* (SML), como por ejemplo el surco cervical (LM 10 de Figura 4.5). Estos se usaron cuando no se encontraron puntos o referencias claras donde establecer los *landmarks*. La utilización de SML evitó la pérdida de información y extendió el procedimiento estándar de sobreposición de *Procrustes* (Adams y col., 2004). Para su fijación se utilizó el criterio de Mínima Energía de Flexión (*Minimum Bending Energy criterion*). Según este, la posición final de los SML se obtuvo deslizando el punto a lo largo de la recta tangente al contorno, minimizando la energía de flexión entre la forma de referencia y la forma del objeto (Bookstein y col., 2002; Pérez y col., 2006).

Estudio del error en las fotografías

Por diversos motivos, es posible que se obtengan variaciones en las imágenes y/o en la ubicación de los *landmarks*, que pueden ser causantes de errores en los análisis. Algunos pueden estar asociados a leves movimientos involuntarios de la cámara de fotos al momento de ejecutar una imagen, o de la placa al momento de manipular los individuos sobre la misma. También pueden darse modificaciones en la posición de los individuos, o del plano y distancia focal. Otra fuente de variación puede provenir de la manera en que cada persona (ejecutor) captura las imágenes. Para evaluar estas diferencias, se aplicó un procedimiento que consistió en repetir la toma de fotografías dentro de cada población o

grupo de poblaciones a una submuestra de individuos. El número de individuos utilizado para evaluar el error en el estudio del nuevo registro para San Luis fue de 205 ejemplares de los 682 (30%) que conformaron las poblaciones de las especies mencionadas (ver subtítulo "Potrero de Funes, San Luis" en "Materiales y Métodos" del presente capítulo). Mientras que en el estudio del nuevo registro para Catamarca, el número de individuos utilizado para evaluar el error fue de 30 ejemplares de los 140 (21,4%) que conformaron las poblaciones de las especies mencionadas (ver subtítulo "Valle de Chaschuil, Catamarca" en "Materiales y Métodos" del presente capítulo). En base a estas fotografías, se repitió dos veces por parte de la misma persona la colocación de los LM. Seguidamente, se realizó un análisis de *Procrustes* ANOVA (Análisis de la Varianza, *Analysis of Variance*) en el que se evaluó la precisión/variación de la colocación de los mismos (Cardini y O'Higgins, 2004).

Análisis de la forma del cefalotórax de aéglicos y programas utilizados

Luego de obtenerse las fotografías de cada población, se realizó una selección que consistió en la eliminación de aquellas que resultaran no representativas o tomadas en base a individuos defectuosos. Posteriormente, se crearon archivos de extensión *.tps mediante el programa tpsUtil (Rohlf, 2008), conteniendo las imágenes a usarse definitivamente.

Con el propósito de comparar sólo la forma de los objetos, se removieron los parámetros ajenos a la misma, como la posición (acomodándolos de manera uniforme mediante la translación y rotación) y el tamaño (unificándolo mediante la proporcionalización).

La asignación y digitalización de los *landmarks* se realizó mediante el programa tpsDig2 versión 2,16 (Rohlf, 2010). Seguidamente se aplicó un Análisis de Deformaciones Relativas (*Relative Warps Analysis*) que consistió en la sobreposición de las configuraciones medias de dichas deformaciones mediante el método de Análisis de *Procrustes* Generalizado (*Generalized Procrustes Analysis* "GPA"; Rohlf y Slice, 1990). Este tipo de análisis se denomina "no supervisado", ya que no designa *a priori* ningún factor que indique u ordene los datos, simplemente permite conocer las relaciones entre las formas a analizar. Estos análisis se llevaron a cabo mediante los programas tpsDig, tpsUtil, tpsRelw, tpsRegr (Rohlf, 2004, 2007a, 2007b, 2008) y MorphoJ (Klingenberg, 2011). A través de este último se realizó un ajuste de *Procrustes*, proyectando ortogonalmente los

datos al espacio tangente (Dryden y Mardia, 1998), generando matrices de covarianza denominadas Matrices de Peso (*Weight Matrix*) a partir de los residuos. Estas matrices fueron utilizadas posteriormente como variable dependiente cuando se realizaron las comparaciones de forma.

La influencia del tamaño sobre la forma a lo largo del crecimiento (alometría) (Klingenberg, 1996), fue testeada en cada población mediante regresiones multivariadas usando 10000 permutaciones. Estas regresiones se realizaron usando el valor del centroide, que se definió como la raíz cuadrada de la suma de las distancias de cada *landmark* al centro, elevado al cuadrado. El centroide fue usado como variable independiente y las coordenadas de *Procrustes* (datos de forma de los ejemplares), como variable dependiente (Klingenberg, 1996; Monteiro y dos Reis, 1999; Zelditch y col., 2004; Torres y col., 2014). En el análisis del nuevo registro de Catamarca, fue utilizado el logaritmo natural del valor del centroide (lnCS) usando un test de *Goodall F* (Monteiro y dos, Reis 1999; Klingenberg y col., 2003), debido a las grandes diferencias en el tamaño observado entre las especies. La diferencia de forma entre las distintas poblaciones, se evaluó a través de un Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis* "PCA") aplicado a las matrices de covarianza. Con el objetivo de lograr robustez en los análisis, se utilizaron los valores provenientes de los dos primeros ejes del PCA. En caso de hallarse efecto alométrico, los valores de los ejes del PCA se aplicaron sobre los residuos de la regresión.

Análisis de Variación Canónica

El estudio de las correlaciones y covariaciones entre las formas y la ubicación geográfica se realizó mediante el método de Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis* "CVA"). Esta metodología identifica la covariación más fuerte entre dos conjuntos de variables, sin implicar necesariamente una dirección de la asociación (Klingenberg, 2011), tratándolos simétricamente, es decir, sin considerarlos como independientes o dependientes (Rohlf y Corti, 2000). Este análisis se realizó mediante el programa MorphoJ con 10000 permutaciones, utilizando las matrices de coordenadas de *Procrustes* cuando no hubo alometría, o los residuos de la regresión multivariada (forma~tamaño) cuando hubo efecto alométrico.

RESULTADOS

Potrero de Funes, San Luis

Caracteres diagnósticos

En esta instancia se observó que los caracteres diagnósticos coincidían con aquellos definidos para *A. scamosa*: márgenes laterales del área branquial anterior del caparazón no expandidas, con tubérculos o escamas; seno extra orbital presente, a veces reducido; cresta palmar rectangular o subrectangular; rostro carenado a todo lo largo; y ángulo anterior de la margen ventral del epímero dos armado con dos o más escamas.

Morfometría Geométrica

No se hallaron errores de efecto de fotografía y colocación de LM en la variación de la forma del cefalotórax de aeglidos, como así tampoco de los laterales izquierdo y derecho.

Se observaron diferencias significativas entre juveniles y adultos ($P < 0,0001$), confirmando la presencia de alometría en todas las poblaciones de las especies utilizadas en este estudio (*A. affinis*, *A. neuquensis*, *A. riolimayana*, *A. scamosa* y la muestra de San Luis), por lo que se evaluaron los residuos. El porcentaje de predicción fue de 11,8759%.

Los análisis de PCA y CVA entre las distintas especies, evidenciaron similitud de forma entre las poblaciones de *A. scamosa* y aquella proveniente de San Luis. En el Análisis de Componentes Principales, los porcentajes de la variación de forma explicada por el primero (PC1) y segundo (PC2) eje fueron de 44,2% y 24,3%, respectivamente (Figura 4.6).

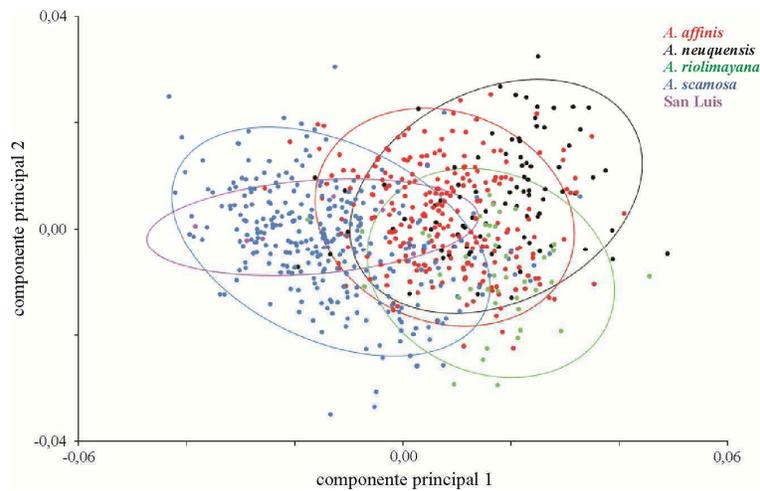


Figura 4.6 Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis* "PCA") de los residuos para evaluar diferencia de forma entre las distintas especies estudiadas en relación al nuevo registro de San Luis

Mientras que en el Análisis de Variación Canónica, dichos porcentajes fueron de 43% para el CV1 y de 24,6% para el CV2 (Figura 4.7).

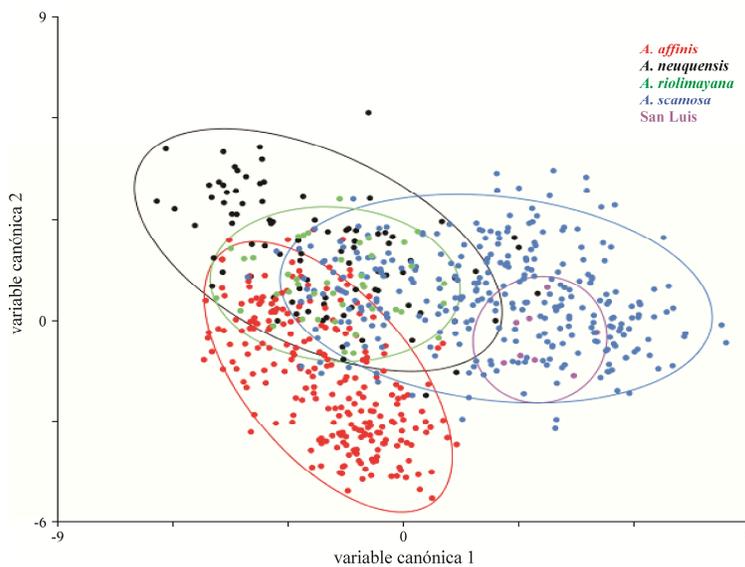


Figura 4.7 Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis* "CVA") de los residuos para evaluar diferencia de forma entre las distintas especies estudiadas en relación al nuevo registro de San Luis

Las correlaciones y covariaciones entre las formas y la ubicación geográfica, mediante prueba de 10000 permutaciones, indicó que la menor distancia de similitud-disimilitud de *Mahalanobis* obtenida fue de 3,5165 y la de *Procrustes* 0,0121 para la población proveniente de San Luis, respecto de las poblaciones de *A. scamosa* ($P < 0,0001$; Figura 4.8 y Tabla 4.3).

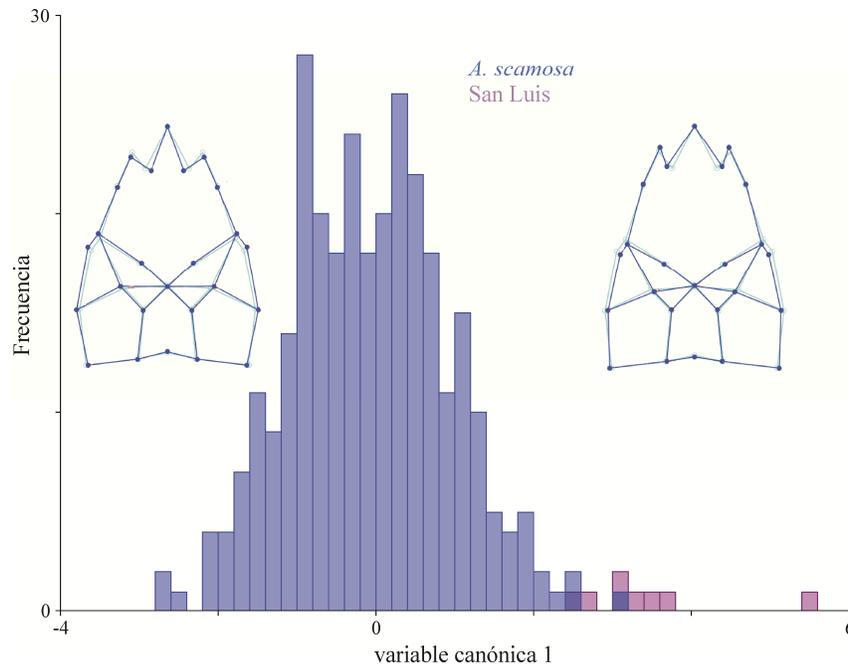


Figura 4.8 Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis "CVA"*) entre las correlaciones de forma de las poblaciones de *A. scamosa* y la muestra de San Luis. El contorno turquesa representa la forma consenso y el contorno azul, las deformaciones de los ejemplares de *A. scamosa* con el valor mínimo (-4 unidades) y los de San Luis con el valor máximo (6 unidades) en el componente uno

Tabla 4.3 Distancia de *Mahalanobis* (mitad inferior) y de *Procrustes* (mitad superior) entre las especies analizadas (prueba de 10000 permutaciones, $P < 0,0001$)

	<i>A. affinis</i>	<i>A. neuquensis</i>	<i>A. riolimayana</i>	<i>A. scamosa</i>	San Luis
<i>A. affinis</i>		0,0205	0,0174	0,0244	0,0267
<i>A. neuquensis</i>	4,4587		0,0239	0,0347	0,0385
<i>A. riolimayana</i>	4,9733	5,4359		0,0320	0,0359
<i>A. scamosa</i>	4,1863	4,6633	4,5836		0,0121
San Luis	5,2632	5,8858	6,7014	3,5165	

Las configuraciones de forma obtenidas (contorno azul) indicaron cómo varió la misma en los ejemplares de este estudio, en relación a la forma consenso (contorno turquesa). La forma consenso, promedio o referencia, es el conjunto de *landmarks* que representa la tendencia central (la media de *Procrustes*) de la muestra observada. Se obtiene a partir de todos los objetos analizados una vez que han sido trasladados, rotados y escalados.

En el componente uno del CVA (Figura 4.7), los ejemplares ubicados en el extremo del mínimo valor del eje X (menos nueve) mostraron una forma del rostro (LM 1) más alargada y el extremo de la espina antero-lateral (LM 3 y 17) más ancho y largo que el de la forma consenso, mientras que el vértice posterior del cefalotórax (LM 8 y 12), fue más estrecho y corto. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. neuquensis* (ubicados en la zona del eje indicada). Por el lado de los ejemplares ubicados en el extremo del máximo valor del eje X (nueve), el rostro (LM 1) fue más corto y el extremo de la espina antero-lateral (LM 3 y 17) más estrecho y corto que el de la forma consenso, mientras que el vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax, LM 8 y 12), fue más ancho y largo. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. scamosa* (ubicados en la zona del eje indicada; Figura 4.9).

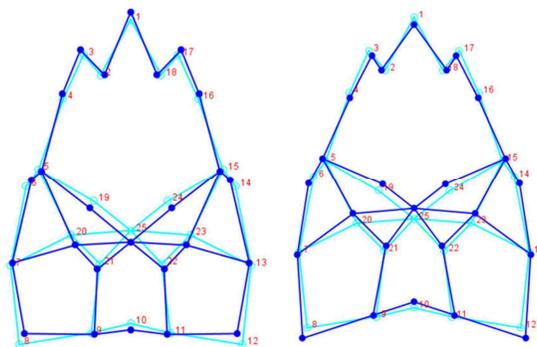


Figura 4.9 Variaciones de las configuraciones de forma de los ejemplares del estudio del nuevo registro en San Luis. El contorno turquesa representa la forma consenso y el contorno azul las deformaciones observadas en el eje X del componente uno del Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis "CVA"*), correspondiéndose con el menor (izquierda) y mayor (derecha) valor de dicho eje (-9 y 9 unidades, respectivamente)

En el componente dos del CVA (Figura 4.7), la forma de los ejemplares representados por el mínimo valor del eje Y (menos seis) mostraron un rostro (LM 1) y extremo de la espina antero-lateral (LM 3 y 17) más cortos, mientras que el cefalotórax en su mitad inferior (LM 5-8 y 12-15) resultó más ancho y en su vértice posterior (ancho máximo de la región posterior, LM 8 y 12) más largo que la forma consenso. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. affinis* (ubicados en la zona del eje indicada). Por el lado de los ejemplares ubicados en el extremo del máximo valor del eje Y (nueve), el rostro (LM 1) y el extremo de la espina antero-lateral (LM 3 y 17) fueron más alargados, mientras que el cefalotórax en su mitad inferior (LM 5-8 y 12-15) resultó más estrecho y en su vértice posterior (ancho máximo de la región posterior, LM 8 y 12) más corto que la forma consenso, mostrando un aspecto más rectangular en su morfología general. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. neuquensis* (ubicados en la zona del eje indicada; Figura 4.10).

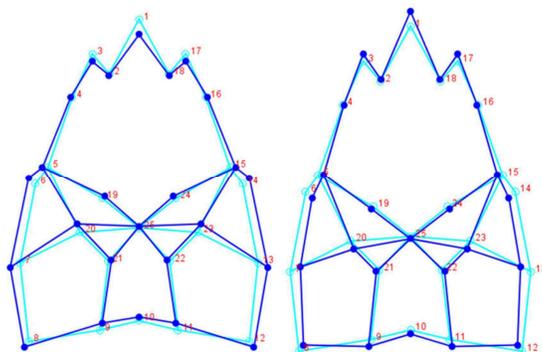


Figura 4.10 Variaciones de las configuraciones de forma de los ejemplares del estudio del nuevo registro en San Luis. El contorno turquesa representa la forma consenso y el contorno azul las deformaciones observadas en el eje Y del componente dos del Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis "CVA"*), correspondiéndose con el menor (abajo) y mayor (arriba) valor de dicho eje (-6 y 9 unidades, respectivamente)

Valle de Chaschuil, Catamarca

Caracteres diagnósticos

En esta instancia se observó que las particularidades de los caracteres diagnósticos de la población proveniente del Valle de Chaschuil, no le permitieron ser clasificada como alguna de las especies conocidas de *Aegla*. Las diferencias más notables que presentaron dichos ejemplares en relación a las especies de *Aegla* conocidas, se hallaron en la forma del rostro, las características de los quelípedos, las ornamentaciones de las márgenes ventrales del epímero dos, así como en la forma y ornamentación del tercer y cuarto esternito torácico.

Morfometría Geométrica

No se hallaron errores de efecto de fotografía y colocación de LM en la variación de la forma del cefalotórax de aéglicos.

Se observaron diferencias significativas entre juveniles y adultos ($P < 0,0001$), confirmando la presencia de alometría en todas las poblaciones de las especies utilizadas en este estudio (*A. intercalata*, *A. platensis*, *A. ringueleti*, *A. scamosa* y la muestra de

Catamarca, *Aegla* sp.), por lo que se evaluaron los residuos. El porcentaje de predicción, utilizando el logaritmo natural del valor del centroide, fue de 11,2343%.

Los análisis de PCA (Figura 4.11) y CVA (Figura 4.12) entre las distintas especies, evidenciaron diferencias en la forma de las mismas ($P < 0,05$). En el Análisis de Componentes Principales, los porcentajes de la variación de forma explicada por el primero (PC1) y segundo (PC2) eje fueron de 38,4% y 15,4%, respectivamente (Figura 4.11).

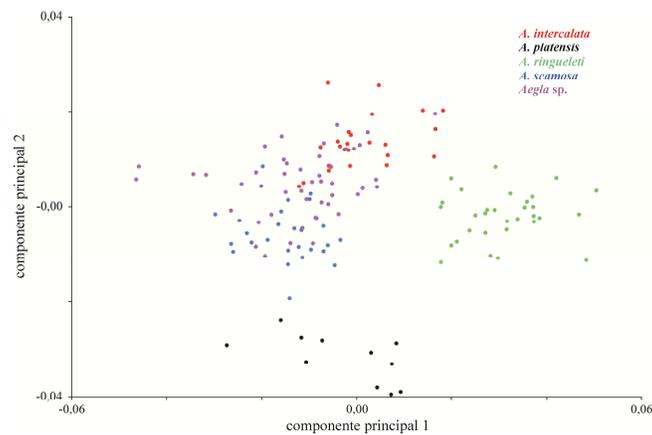


Figura 4.11 Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis* "PCA") de los residuos para evaluar diferencia de forma entre las distintas especies estudiadas en relación al nuevo registro de Catamarca

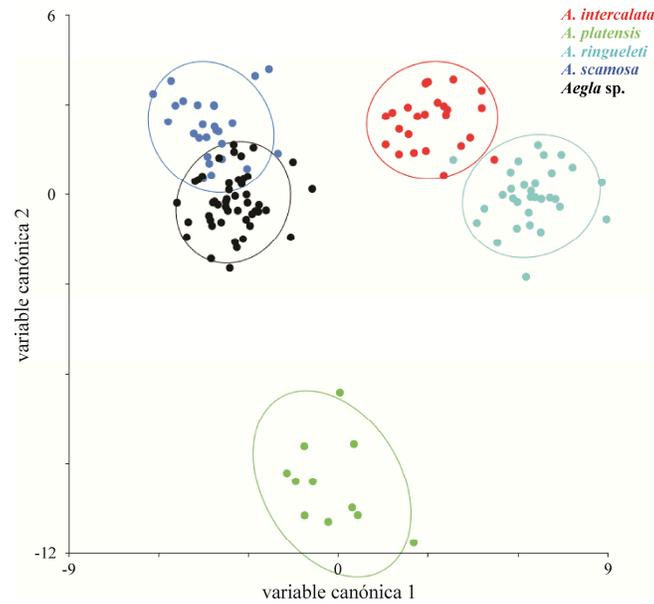


Figura 4.12 Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis* "CVA") de los residuos para evaluar diferencia de forma entre las distintas especies estudiadas en relación al nuevo registro de Catamarca

Las correlaciones y covariaciones entre las formas y la ubicación geográfica, mediante prueba de 10000 permutaciones, indicó que la menor distancia de *Mahalanobis* obtenida fue de 7,5608 y la de *Procrustes* 0,0212 para la población perteneciente al nuevo registro para Catamarca, respecto de las poblaciones de *A. scamosa* ($P < 0,0001$; Figura 4.13 y Tabla 4.4).

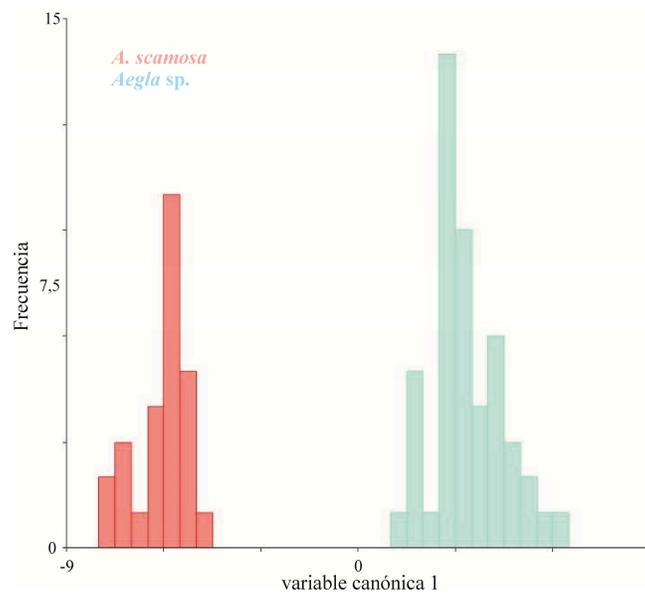


Figura 4.13 Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis "CVA"*) entre las correlaciones de forma de las poblaciones de *A. scamosa* y *Aegla* sp. del Valle de Chaschuil, Catamarca en el componente uno

Tabla 4.4 Distancia de *Mahalanobis* (mitad inferior) y de *Procrustes* (mitad superior) entre las especies analizadas (prueba de 10000 permutaciones, $P < 0,0001$)

	<i>A. intercalata</i>	<i>A. platensis</i>	<i>A. riolimayana</i>	<i>A. scamosa</i>	<i>Aegla</i> sp.
<i>A. intercalata</i>		0,0511	0,0377	0,0315	0,0286
<i>A. platensis</i>	13,1564		0,0495	0,0414	0,0414
<i>A. riolimayana</i>	8,9074	13,0733		0,0474	0,0449
<i>A. scamosa</i>	10,5246	13,1748	11,8342		0,0212
<i>Aegla</i> sp.	9,3815	11,6868	10,6602	7,5608	

Las configuraciones de forma obtenidas (contorno azul) indicaron cómo varió la misma en los ejemplares de este estudio, en relación a la forma consenso (contorno turquesa).

En el componente uno del CVA (Figura 4.12), los ejemplares ubicados en el extremo del mínimo valor del eje X (menos nueve) mostraron una forma del rostro (LM 1) más alargada y el extremo de la espina antero-lateral más ancho y largo (LM 2 y 27) que el de la forma consenso, mientras que el cefalotórax pasando la unión entre el 1er y el 2do

lóbulo hepático (LM 3 y 26) y a lo largo de toda su mitad inferior (LM 4-7 y 22-24), resultó más estrecho y en su vértice posterior (ancho máximo de la región posterior, LM 7 y 22) más corto que la forma consenso, mostrando un aspecto más rectangular en su morfología general. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. scamosa* y *Aegla* sp. (ubicados en la zona del eje indicada). Por el lado de los ejemplares ubicados en el extremo del máximo valor del eje X (nueve), el rostro (LM 1) fue más corto y el extremo de la espina antero-lateral (LM 2 y 27) más estrecho y corto que el de la forma consenso, mientras que el cefalotórax pasando la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático (LM 3 y 26) y a lo largo de toda su mitad inferior (LM 4-7 y 22-24), resultó más ancho y en su vértice posterior (ancho máximo de la región posterior, LM 7 y 22) más largo que la forma consenso, mostrando un aspecto más redondeado en su morfología general. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. ringueleti* (ubicados en la zona del eje indicada; Figura 4.14).

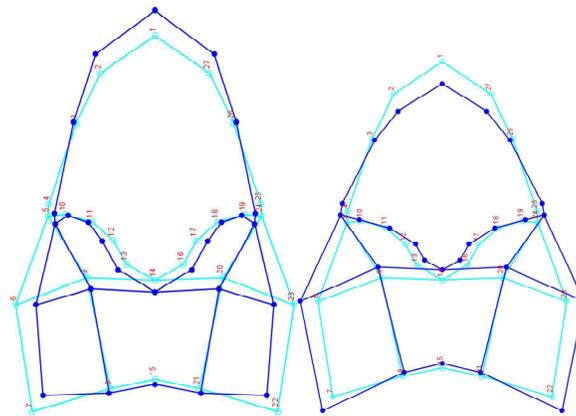


Figura 4.14 Variaciones de las configuraciones de forma de los ejemplares del estudio del nuevo registro en Catamarca. El contorno turquesa representa la forma consenso y el contorno azul las deformaciones observadas en el eje X del componente uno del Análisis de Variación Canónica (*Canonical variate analysis* "CVA"), correspondiéndose con el menor (izquierda) y mayor (derecha) valor de dicho eje (-9 y 9 unidades, respectivamente)

En el componente dos del CVA (Figura 4.12), la forma de los ejemplares representados por el mínimo valor del eje *Y* (menos 12) mostraron una forma del rostro (LM 1) más alargada y el extremo de la espina antero-lateral (LM 2 y 27) más ancho, aunque más corto, mientras que el cefalotórax en la primera parte de su mitad inferior (LM 6 y 23) resultó más ancho que la forma consenso. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general característica de los representantes de *A. platensis* (ubicados en la zona del eje indicada). Por el lado de los ejemplares ubicados en el extremo del máximo valor del eje *Y* (seis), el rostro (LM 1) fue más corto y el extremo de la espina antero-lateral (LM 2 y 27) más estrecho aunque más largo que el de la forma consenso, mientras que el cefalotórax en la primera parte de su mitad inferior (LM 6 y 23) resultó más estrecho que la forma consenso. Estos ejemplares fueron más parecidos a la morfología general presentada por los representantes de *A. scamosa* (ubicados en la zona del eje indicada; Figura 4.15).

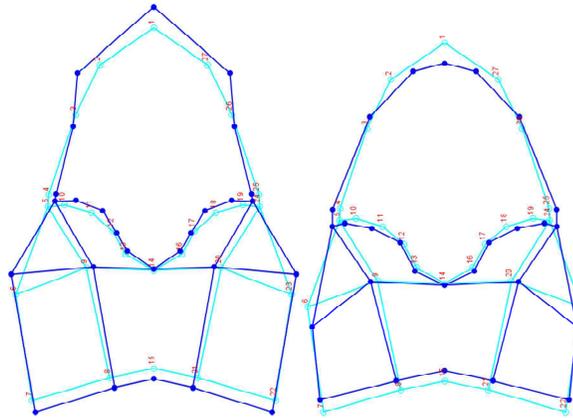


Figura 4.15 Variaciones de las configuraciones de forma de los ejemplares del estudio del nuevo registro en Catamarca. El contorno turquesa representa la forma consenso y el contorno azul las deformaciones observadas en el eje Y del componente dos del Análisis de Variación Canónica (*Canonical variate analysis* "CVA"), correspondiéndose con el menor (abajo) y mayor (arriba) valor de dicho eje (-12 y 6 unidades, respectivamente)

DISCUSIÓN

El análisis de las formas de los nuevos registros de *Aegla* en Argentina basado en métodos cuali-cuantitativos, indicó la ampliación de distribución de *A. scamosa* (publicada formalmente hasta el momento para el oeste de las provincias de Mendoza y San Juan) en la provincia de San Luis y evidenció el hallazgo de una entidad taxonómica con características particulares que estaría representando una especie nueva para Catamarca.

Bond-Buckup y col. (2010) han realizado actualizaciones en la distribución de *Aegla*, presentando nuevas localidades para las especies conocidas y describiendo un nuevo taxón en el noroeste de Argentina (*A. saltensis*). Sin embargo, las nuevas localidades presentadas por dichos autores para *A. scamosa*, se referían a las provincias de Mendoza y San Juan. Por lo que el registro mostrado en este trabajo para Potrero de Funes (centro norte de la provincia de San Luis), resulta novedoso para la familia Aeglidae, ya que no se contaba con datos de presencia previos de ninguna especie de *Aegla* en la provincia de San Luis. De este modo, se amplía notablemente el rango distribucional de *A. scamosa*,

representando la localidad de Potrero de Funes su límite más oriental conocido hasta el momento. Este nuevo registro se ubica en la cuenca del río Desaguadero y áreas vecinas sin drenaje definido, diferenciándose de las cuencas de los ríos Diamante, Jáchal, Mendoza, San Juan y Tunuyán, correspondientes a los registros previos para la especie. Sin embargo, todas estas cuencas están integradas en un mismo sistema de unidades hidrográficas correspondientes al Sistema Río Colorado, mostrando que esta especie cuenta con un área de distribución pequeña y restringida a unas pocas cuencas adyacentes, como indicaron Morrone y Lopretto (1996) para las especies de *Aegla*.

Las investigaciones más simples, tales como la búsqueda de cuántos y cuáles organismos viven en una región o la comparación de la diversidad relativa de dos taxones o entre áreas, depende del acuerdo general sobre qué es una especie (Wheeler y Meier, 2000). La delimitación de taxones tiene implicancias sobre campos de la ecología y la conservación, ya que uno de los principales objetivos de esta última es el mantenimiento de los mayores niveles de riqueza posible (Freire y col., 1998; Wiens, 2007). Se ha observado un crecimiento marcado en la determinación de especies nuevas a realizarse en el menor tiempo posible antes que desaparezcan (Wiens, 2007). El conocimiento de la diversidad resulta un tema prioritario para la administración y uso sustentable de ciertos organismos de interés para el hombre, en relación con el impacto que su desarrollo genera. Dentro de este marco, la biodiversidad de *Aegla* se encuentra bajo un gran riesgo, con la mayoría de sus especies en estado de amenaza (Jara y col., 2006; Bond-Buckup y col., 2008; Magris y col., 2010).

Los caracteres diagnósticos de la población proveniente del Valle de Chaschuil (Catamarca), presentaron particularidades que no resultaron consistentes para relacionarla con alguna de las especies conocidas de *Aegla*. Esta insuficiencia de los aspectos morfológicos evaluados a simple vista, ha sido observada en estudios previos (Wiens y Servedio, 2000). Es por eso que resultó preciso complementar dicho análisis con una metodología más robusta como resulta la Morfometría Geométrica, que permitió la delimitación más segura de la población a través del análisis de las formas de los individuos. Numerosos estudios han mostrado que la Morfometría Geométrica permite extraer mayor información biológica de un conjunto de datos, que la morfometría tradicional (Monteiro y Abe, 1999; Klingenberg y col., 2001, 2003; dos Reis y col., 2002;

Nicola y col., 2003; Monteiro y col., 2005). En este estudio se obtuvo que los resultados hallados a través de dicha aproximación están aportando fuerte evidencia a favor de la hipótesis de una nueva especie.

Si bien se cuenta con registros previos de *A. humahuaca*, *A. intercalata* y *A. platensis* en el este de Catamarca, la nueva localidad en el Valle de Chaschuil se ubica al suroeste de la provincia, sobre la precordillera. Esta zona cuenta con características ecológicas distintivas, por lo que el conocimiento de su diversidad biológica es fundamental para la reconstrucción histórica de los organismos con distribución Neotropical (Patterson y col., 2012). Además, esta nueva localidad se registra en la cuenca del río Abaucán, diferenciándose de la cuenca de la falda oriental de Ambato donde se distribuyen las especies al este de la provincia, mostrando que el taxón de Valle de Chaschuil cuenta con un área de distribución pequeña restringida a una única cuenca, en apoyo a lo que indicaron Morrone y Lopretto (1996) para las especies de *Aegla*. Asimismo, esta población del Valle de Chaschuil, se ubicó a una altitud por encima de los 3000 msnm, constituyendo uno de los registros a mayor altura de las especies de este grupo. Esta característica del ambiente, determina que la población se encuentre aislada geográficamente del resto de las especies de *Aegla*, apoyando su delimitación como una especie nueva. En concordancia, Wiens (2004, 2007) indicaron que en general, cada especie está caracterizada por procesos ecológicos y evolutivos que limitan su rango geográfico, siendo estos últimos cruciales para el surgimiento de nuevos taxones. Asimismo, Irwin y col. (2001, 2005) expresaron que las variaciones morfológicas y de estructura poblacional determinadas geográficamente pueden implicar una ruptura o reducción en el flujo de genes, siendo el primer paso de un proceso de radiación/especiación.

El origen, la distribución y diversificación de *Aegla* en ambientes dulceacuícolas del sur de América del Sur han sido discutidos por varios autores (Ortmann, 1902; Schmitt, 1942; Ringuelet, 1949a; Feldmann, 1984; Schuldt y col., 1988; Morrone y Lopretto, 1994; Miserendino, 2001; Pérez-Losada y col., 2002b, 2004; Collins y col., 2011; Oyanedel y col., 2011; Tumini y col., 2016), evidenciando la importancia de la realización de estudios taxonómicos y morfométricos de este taxón. Asimismo, en apoyo a lo expresado por Bond-Buckup y col. (2010), en este estudio se evidencia que la diversificación de *Aegla* está en

constante crecimiento debido a que se realizan expansiones en la distribución de las especies conocidas y la descripción de nuevas entidades es constante.

En base a las exploraciones a campo realizadas en el marco de esta Tesis Doctoral, se cuenta con datos distribucionales de *Aegla* que ampliarían aún más el rango geográfico de *A. scamosa* hasta la provincia de La Pampa. Igualmente, se cuenta con material biológico de *Aegla* que estaría representando unidades taxonómicas potencialmente nuevas. Estos últimos pertenecen a zonas en las que no se cuenta con registro previo conocido de miembros de esta familia. Se propone la revisión a futuro de estas muestras, integrando estudios de Morfometría Geométrica y moleculares, entre otros. Asimismo, se prevé la realización de recorridos a campo para la obtención de muestras de poblaciones en localidades ya conocidas y la exploración de nuevas zonas.

CONCLUSIÓN

A lo largo del desarrollo de esta tesis doctoral se combinaron datos de muestreos, revisión de colecciones de museos e información proveniente de una intensa búsqueda bibliográfica para delinear las áreas de distribución de todas las especies de pseudocangrejos dulceacuícolas de la familia Aeglidae de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay, logrando la lista de localidades de distribución expresada en coordenadas geográficas más completa obtenida hasta el momento. A partir de la misma, se establecieron patrones biogeográficos. Complementariamente, se desarrollaron análisis filogenéticos de los organismos, se definió el estado de conservación de sus especies y el nivel taxonómico de ciertas poblaciones de Argentina, citadas aquí por primera vez. Estos alcances son detallados a continuación:

- La integración de los análisis panbiogeográfico y filogenético permitió la identificación de componentes bióticos (trazos generalizados) y la obtención de un cladograma taxonómico de áreas (Crisci y col., 2000; Echeverry y Morrone, 2010; Morrone, 2015b), respectivamente. En base a este último, se estableció un arreglo de áreas en las regiones Neotropical y Andina previamente establecidas para el sur de América del Sur (Morrone, 2014, 2015a), que fue relacionado con eventos geoclimáticos acontecidos en las mismas (Morrone y Lopretto, 1994; Potter, 1997; Ribeiro, 2006; Collins y col., 2011; Ledru y Stevenson, 2012). Dentro de estas regiones, se definió un conjunto de zonas complejas (nodos) de gran importancia para la conservación. Asimismo, estos análisis permitieron sugerir la clasificación de ciertas especies como constituyentes de complejos de especies (especies hermanas/crípticas/conglomerados de especies o anillo; Knowlton, 1986).

- Además de la vinculación fundamentada entre los patrones distribucionales actuales de los aeglidos y los eventos históricos acontecidos en el sur de América del Sur (Collins y col., 2011; Oyanedel y col., 2011), estos se analizaron en relación a factores ambientales locales. Por lo tanto, mediante la implementación de una aproximación analítica cuantitativa se evidenció la fuerte influencia de latitud, longitud, altitud, estabilidad del cuerpo de agua, rango de temperatura anual (ATR) y conductividad, así como de ciertas interacciones, sobre la macrodistribución actual de *Aegla* en Argentina. Estos resultados son complementarios a las hipótesis distribucionales basadas en fundamentos históricos y sugieren una plasticidad ambiental limitada de los

pseudocangrejos dulceacuícolas, así como una fuerte adaptación a los ambientes donde se distribuyen los mismos (Tumini y col., 2016).

- La intensa degradación de los ecosistemas dulceacuícolas del sur de América del Sur, motivó la inquietud de generar conocimiento acerca de estos anomuros dulceacuícolas endémicos de dicha región (Pérez-Losada y col., 2002a; Bond-Buckup y col., 2010). Con este objetivo, se combinaron estudios biogeográficos, filogenéticos y de estado de conservación (maximizados mediante la implementación de complementariedad), en pos de la identificación de áreas prioritarias para la conservación de *Aegla* en Argentina, definiendo siete provincias biogeográficas (Chaqueña, Monte, Selva Paranaense, Patagónica, Yungas, Puna y Pampeana) como prioritarias para la conservación (Morrone 2014, 2015a). El análisis del estado de conservación de las especies a través de las Categorías y Criterios de la IUCN (2012), indicó que todas están contenidas dentro de algunas de las tres categorías de amenaza. Finalmente, se identificaron los vacíos de conservación y se observó que los mismos son de gran preocupación.

- El conocimiento acerca de la diversidad de *Aegla* se encuentra en desarrollo, debido a la descripción de nuevas entidades y ampliaciones en la distribución de sus especies (Santos y col., 2009, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015; Bond-Buckup y col., 2010). A partir de los muestreos a campo realizados en el marco de esta Tesis Doctoral, se obtuvieron dos nuevos registros para la familia Aeglidae en Argentina. La variabilidad de formas de estos organismos fue analizada mediante métodos cuali-cuantitativos, obteniendo evidencia de ampliación en la distribución de *A. scamosa* en la provincia de San Luis y la delimitación de una entidad taxonómica con características particulares que estaría representando una especie nueva en Catamarca. Estos resultados sustentan la implementación de métodos morfogeométricos en complemento del análisis de caracteres diagnósticos, comúnmente utilizado para la clasificación taxonómica (Bond-Buckup y Buckup, 1994; Wiens y Servedio, 2000; Giri y Collins, 2004) y tiene implicancias sobre la conservación de la biodiversidad en el sur de América del Sur (Freire y col., 1998; Wiens, 2007).

En consecuencia a estos avances en el conocimiento de los aéglicos de agua dulce, se encontró amplio sustento a la hipótesis general planteada en un comienzo. Lo cual permite concluir que las cuencas hídricas del sur de América del Sur donde estos

organismos habitan presentan historias intensas de actividades orogénicas y climáticas, como así también variedad de condiciones ambientales actuales que definen sus patrones distribucionales y su diversificación. Asimismo, estos ecosistemas acuáticos están viéndose fuertemente afectados a causa del desarrollo humano, lo que pone en grave peligro de conservación a las especies.

Los análisis desarrollados a lo largo de la presente Tesis Doctoral se basaron en los datos distribucionales de todas las especies de *Aegla* descritas hasta la actualidad, así como también se tuvieron en cuenta algunas especies nuevas y potencialmente nuevas. Del mismo modo, cabe destacar que se seleccionaron las metodologías, herramientas y programas que se consideraron más pertinentes y actualizados, en busca de lograr los objetivos descritos.

No obstante los avances logrados en el conocimiento, se generaron incógnitas que guiarán estudios a futuro. Entre estas se destacan:

- Regiones con escasez de datos distribucionales que necesitarían ser relevadas, como la Patagonia, el noreste de Argentina, Bolivia y Paraguay.
- Estudios a nivel ecológico, biogeográfico, molecular, morfológico, taxonómico, filogenético, histórico y evolutivo, entre otros, incluyendo todas las especies utilizadas en esta Tesis, así como aquellas nuevas que se puedan ir registrando y describiendo.
- Análisis de los mecanismos relacionados a las asociaciones e interacciones entre la presencia de aéglicos dulceacuícolas del sur de América del Sur y los factores ambientales locales.
- Revisión a futuro de poblaciones de *Aegla* obtenidas de muestreos a campo realizados en el marco de esta Tesis Doctoral, pertenecientes a zonas en las que no se cuenta con registro previo conocido de miembros de esta familia, mediante la integración de estudios de morfometría geométrica y moleculares, entre otros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aars, J.; Lunn, N.J. y Derocher, A.E. (2005) *Polar Bears. Proceedings of the 14th Working Meeting of the IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, 20-24 June 2005, Seattle, Washington, USA*. IUC. The World Conservation Union. 32: 1 - 191.
- Abell, R.; Thieme, M.L.; Revenga, C.; Bryer, M.; Kottelat, M.; Bogutskaya, N.; Coad, B.; Mandrak, N.; Balderas, S.C.; Bussing, W.; Stiassny, M.L.J.; Skelton, P.; Allen, G.R.; Unmack, P.; Naseka, A.; Ng, R.; Sindorf, N.; Robertson, J.; Armijo, E.; Higgins, J.V.; Heibel, T.J.; Wikramanayake, E.; Olson, D.; López, H.L.; Reis, R.E.; Lundberg, J.G.; Pérez, M.H.S. y Petry, P. (2008) *Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation*. BioScience. 58: 403 - 414.
- Adams, D.C. (1999) *Methods for shapes analysis of landmark data from articulate structures*. Evol.Ecol.Res. 1: 959 - 970.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (2004) *Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'*. Ital.J.Zool. 71: 5 - 16.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (2013) *A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century*. It.J.Mammal. 24: 7 - 14.
- Akaike, H. (1974) *A New Look at the Statistical Model Identification*. IEEE Trans.Autom.Control. 19: 716 - 723.
- Alcaide, M.; Scordato, E.S.C.; Price, T D. y Irwin, D.E. (2014) *Genomic divergence in a ring species complex*. Nature. 511: 83 - 94.
- Allan, J.D. (1995) *Physical factors of importance to biota*. En: *Stream Ecology. Structure and function of running waters* (Eds.: Chapman y Hall, 1) Michigan: Springer, p. 45-82.
- Allan, J.D. y Flecker, A.S. (1993) *Biodiversity conservation in running waters*. BioScience 43: 32 - 43.
- Álvarez Mondragón, E. y Morrone, J.J. (2004) *Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad*. Interciencia. 29: 112 - 120.
- Anger, K.; Spivak, E.; Bas, C.; Ismael, D. y Luppi, T. (1994) *Hatching rhythms and dispersion of decapods crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina*. Helgol.Wiss.Meeresunters. 48: 445 - 466.

- Bahamonde, N.N.; Carvacho, A.; Jara, C.G.; López, M.; Ponce, F.; Retamal, M.A. y Rudolph, E.H. (1998) *Categorías de conservación de decápodos nativos de aguas continentales de Chile*. Bol.Mus.Nac.Santiago de Chile. 47: 91 - 100.
- Barber, B.R.; Xu, J.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2012) *Conflicting evolutionary patterns due to mitochondrial introgression and multilocus phylogeography of the Patagonian freshwater crab Aegla neuquensis*. Plos One. 7: 1 - 22.
- Barría, E.M.; Santos, S. y Jara, C.G. (2014) *Sexual dimorphism in the cephalothorax of freshwater crabs of genus Aegla Leach from Chile (Decapoda, Anomura, Aeglidae): an interspecific approach based on distance variables*. Zoomorphology. 133: 379 - 389.
- Barría, E.M.; Sepúlveda, R.D. y Jara, C.G. (2011) *Morphologic variation in Aegla Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from central-southern Chile: interspecific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation*. J.Crust.Biol. 31: 231 - 239.
- Bialetzki, A.; Nakatani, K.; Baumgartner, G. y Bond-Buckup, G. (1997) *Occurrence of Macrobrachium amazonicum (Heller) (Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), Upper Paraná River, Porto Rico, Paraná, Brazil*. Rev.Brasil.Biol. 14: 379 - 390.
- Bickford, D.; Lohman, D.J.; Sodhi, N.S.; Ng, P.K.L.; Mier, R.; Winker, K.; Ingram, K.K. y Das, I. (2007) *Cryptic species as a window on diversity and conservation*. Trends Ecol Evol. 22: 148 - 155.
- Bissarro, F.G.; Gomes-Jr, J.L. y Madeira di Beneditto, A.P. (2012) *Morphometric variation in the shape of the cephalotorax of shrimp Xiphopenaeus kroyeri on the east coast of Brazil*. J.Mar.Biol.Assoc.U.K. 93: 683-691.
- Bond-Buckup, G. y Buckup, L. (1994) *A familia Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura)*. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Buckup, L.; Bueno, A.A.P.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2010) *Description of a new species of Aeglidae, and new records of related species from river basins in Argentina (Crustacea, Anomura)*. Zootaxa. 2343: 18 - 30.
- Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Pérez-Losada, M.; Buckup, L. y Crandall, K.A. (2008) *Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater*. Hydrobiologia. 595: 267 - 273.

- Bookstein, F.L. (1991) *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein, F.L. (1994) *Can biometrical shape be a homologous character?* En: *Homology. The Hierarchical basis of comparative biology*. (Ed.: Hall, B.K.) San Diego: Academic Press. Elsevier Inc., p. 197-227.
- Bookstein, F.L.; Streissguth, A.P.; Sampson, P.D.; Connor, P.D. y Barr, H.M. (2002) *Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure*. *Neuroimage*. 15: 233 - 251.
- Breinholt, J.M.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2009) *The timing of the diversification of the freshwater crayfishes*. En: *Decapod Crustacean Phylogenetics* (Eds.: Martin, J.W.; Crandall, K.A. y Felder, D.L.) CRC Press, Boca Raton, p. 343-355.
- Brooks, D.R. (2004) *Reticulations in historical biogeography: the triumph of time over space in evolution*. En: *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature* (Eds.: Lomolino, M.V. y Heaney, L.R.) Sunderland, MA.: Sinauer Associates Inc., p. 111-124.
- Bueno, S.L.S.; Shimizu, R.M. y Moraes, J.C.B. (2016) *A remarkable anomuran: the taxon Aegla Leach, 1820. Taxonomic remarks, distribution, biology, diversity and conservation*. En: *A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans* (Eds.: Kawai, T. y Cumberlidge, N.) Cham: Springer, p. 23-64.
- Bueno, S.L.S.; Camargo, A.L.; Takano, B.F. y Cohen, F.P.A. (2010) *Crustáceos eglídeos (Aegla sp.): uma história única na América do Sul*. *O Carste, Belo Horizonte*. 22: 8 - 11.
- Bueno, S.L.S.; Shimizu, R.M. y Rocha, S.S. (2007) *Estimating the population size of Aegla franca (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, southeastern Brazil*. *J.Crust.Biol.* 27: 553 - 559.
- Burkat, R. (2005) *Conservación y uso sustentable de la biodiversidad*. En: *La situación ambiental argentina 2005* (Eds: Brown, A.; Martinez Ortiz,U.; Acerbi, M.; Corcuera, J.) Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina, p. 399 - 431.
- Burres, E.D.; Gangloff, M.M. y Siefferman, L. (2013) *Trophic analysis of two subtropical South American freshwater crabs using stable isotope ratios*. *Hydrobiologia*. 702: 5 - 13.

- Cardini, A. y O'Higgins, P. (2004) *Patterns of morphological evolution in Marmota (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation*. Biol.J.Linn.Soc. 82: 385 - 407.
- Cassini, M.H. y Sepúlveda, M. (2006). *El Huillín Lontra provocax: Investigaciones sobre una nutria patagónica en peligro de extinción*. Serie Fauna Neotropical 1, Organización PROFAUNA, Buenos Aires, Argentina.
- César, I.I. y Damborenea, C. (2010) *Type and non-type specimens of Aegla (Decapoda: Anomura: Aeglidae) housed in the Museo de La Plata, Argentina*. Zootaxa. 2337: 31 - 46.
- Collins, P.A. (2000) *A new distribution record for Macrobrachium jelskii (Miers, 1987) in Argentina (Decapoda, Palaemonidae)*. Crustaceana. 73: 1167 - 1169.
- Collins, P.A.; Giri, F. y Williner, V. (2008) *Sexual maturity and ontogenetic shape variations in the freshwater anomuran crab, Aegla uruguayana (Decapoda, Aeglidae)*. Invertebr. Reprod. Dev. 52: 113 - 119.
- Collins, P.A.; Giri, F. y Williner, V. (2009) *Range extension for three species of South American freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Trichodactylidae)*. Zootaxa. 1977: 49 - 54.
- Collins, P.A.; Giri, F. y Williner, V. (2011) *Biogeography of the freshwater Decapods in the La Plata Basin, South America*. J.Crust.Biol. 31: 179 - 191.
- Collins, P.A.; Williner, V. y Giri, F. (2002) *A new distribution record for Zilchiopsis oronensis (Pretzmann, 1968) (Decapoda, Trichodactylidae) in Argentina*. Crustaceana. 75: 931 - 934.
- Collins, P.A.; Williner, V. y Montagna, M.C. (2010) *Contamination? Natural and anthropic stressors on freshwater decapod crustaceans*. En: *Pollution Control: Management, Technology and Regulations* (Ed.: Velasquez, H.R.) Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, New York, p. 43-82.
- Corti, M. (1993) *Geometric morphometrics: an extension of the revolution*. Trends Ecol Evol. 8: 303.
- Crandall, K.A. y Buhay, J.E. (2008) *Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae - Decapoda) in freshwater*. Hydrobiologia. 595: 295 - 301.

Craw, R.C. (1988a) *Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands*. Syst.Biol. 37: 291 - 310.

Craw, R.C. (1988b) *Panbiogeography: method and synthesis in biogeography*. En: *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (Eds.: Myers, A.A. y Giller, P.S.) Chapman and Hall, London and New York, p. 405-435.

Craw, R.C.; Grehan, J.R. y Heads, M.J. (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life* (Eds.: Hallam, A.; Rosen, B. R.; Whitmore, T. C.) Oxford University Press, New York.

Crisci, J.V.; Katinas, L. y Posadas, P. (2000) *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, Argentina.

Croizat, L. (1958) *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.

Croizat, L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.

Daniels, S.R.; Gouws, G. y Crandall, K.A. (2006) *Phylogeographic patterning in a freshwater crab species (Decapoda: Potamonautidae: Potamonautes) reveals the signature of historical climatic oscillations*. J.Biogeogr. 33: 1538 - 1549.

Daniels, S.R.; Gouws, G.; Stewart, B.A. y Coke, M. (2003) *Molecular and morphometric data demonstrate the presence of cryptic lineages among freshwater crabs (Decapoda: Potamonautidae: Potamonautes) from the Drakensberg Mountains, South Africa*. Biol.J.Linn.Soc. 78: 129 - 147.

Daniels, S.R.; Stewart, B.A.; Gouws, G.; Cunningham, M. y Matthee, C.A. (2002) *Phylogenetic relationships of the southern African freshwater crab fauna (Decapoda: Potamonautidae: Potamonautes) derived from multiple data sets reveal biogeographic patterning*. Mol.Phylogenet.Evol. 25: 511 - 523.

Darwin, C.R. (1859) *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, England.

Davis, M.A.; Douglas, M.R.; Collyer, M.L. y Douglas, M.E. (2016) *Deconstructing a species-complex: geometric morphometric and molecular analyses define species in the western rattlesnake (Crotalus viridis)*. Plos One 11: e0146166.

- de Torres Curth, M.I.; Ghermandi, L. y Pfister, G. (2008) *Los incendios en el noroeste de la Patagonia: su relación con las condiciones meteorológicas y la presión antrópica a largo de 20 años*. Ecol.Austral. 18: 153 - 167.
- del Río, M.G.; Morrone, J.J. y Lanteri, A.A. (2015) *Evolutionary biogeography of South American weevils of the tribe Naupactini (Coleoptera: Curculionidae)*. J.Biogeogr. 42: 1293 - 1304.
- Dick, J.T.A. y Platvoet, D. (2000) *Invading predatory crustacean Dikerogammarus villosus eliminates both native and exotic species*. Proc.R.Soc. 267: 977 - 983.
- Donoghue, M.J. y Moore, B.R. (2003) *Toward an integrative historical biogeography*. Integr.Comp.Biol. 43: 261 - 270.
- dos Reis, S.F.; Duarte, L.C.; Monteiro, L.R. y Von Zuben, F.J. (2002) *Geographic variation in cranial morphology in Thrichomys apereoides (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape*. J.Mammal. 83: 333 - 344.
- Dryden, I.L. y Mardia, K.V. (1998) *Statistical shape analysis*. Chichester: John Wiley y Sons.
- Echeverría-Londoño, S. y Miranda-Esquivel, D.R. (2011) *MartiTracks: a geometrical approach for identifying geographical patterns of distribution*. Plos One 6: e18460.
- Echeverry, A. y Morrone, J.J. (2010) *Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa*. Biol.J.Linn.Soc. 101: 961 - 976.
- Espinosa Organista, D. y Morrone, J.J. (1998) *On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation*. J.Comp.Biol. 3: 171 - 175.
- Fegan, M. y Prior, P. (2005) *How complex is the "Ralstonia solanacearum species complex"?* En: *Bacterial wilt disease and the Ralstonia solanacearum species complex* (Eds.: Allen, C.; Prior, P. y Hayward, A. C.) APS Press, Saint Paul, USA, p. 449-461.
- Feldmann, R.M. (1984) *Haumuriaegla glaessneri n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand*. New Zeal J Geol Geop. 27: 379 - 385.

- Feldmann, R. M. (1986) *Paleogeography of two decapod taxa in the Southern Hemisphere: global conclusions with sparse data*. En: *Crustacean biogeography* (Eds.: Gore, R.H. y Heck, K.L.) Balkema, Rotterdam and Boston, p. 5-19.
- Feldmann, R.M. y Schweitzer, C.E. (2006) *Paleobiogeography of Southern Hemisphere Decapod Crustacea*. J.Paleontol. 80: 83 - 103.
- Feldmann, R.M.; Vega, F.J.; Applegate, S.P. y Bishop, G.A. (1998) *Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México*. J.Paleontol. 72: 79 - 90.
- Fernandes, C.S.; Bueno, S.L.S. y Bichuette, M.E. (2013) *Distribution of cave-dwelling Aegla spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira Karstic area in southeastern in Brazil*. J.Crust.Biol. 33: 567 - 575.
- Fernandes, C.S.; Gregati, R.A. y Bichuette, M.E. (2011) *The first record of external abnormalities in the subterranean Aegla marginata Bond-Buckup y Buckup, 1994 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), from a karst area of Southeastern Brazil*. Subterr.Biol. 8: 33 - 38.
- Fernandez, D. y Collins, P.A. (2002) *Supervivencia de cangrejos en ambientes duciacuícolas inestables*. Natura Neotropicalis. 33: 81 - 84.
- Fernandez, J.C.C.; Peixinho, S. y Hajdu, E. (2012) *Phylogeny and an integrated biogeography of Acanthotetilla Burton, 1959 (Demospongiae: Spirophorida: Tetillidae): two-way traffic on the peri-African track*. Zootaxa. 3402: 1 - 23.
- Ferrari, A.; Barão, K.R. y Simões, F.L. (2013) *Quantitative panbiogeography: was the congruence problem solved?* Syst. Biodivers. 11: 285 - 302.
- Ferretti, N.; González, A. y Pérez-Milles, F. (2012) *Historical biogeography of mygalomorph spiders from the peripampasic orogenic arc based on track analysis and PAE as a panbiogeographical tool*. Syst. Biodivers. 10: 179 - 193.
- Ferretti, N.; González, A. y Pérez-Milles, F. (2014) *Identification of priority areas for conservation in Argentina: quantitative biogeography insights from mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae)*. J. Insect Conserv. 18: 1087 - 1096.
- Francisco, D.A.; Bueno, S.L.S. y Kihara, T.C. (2007) *Description of the first juvenile of Aegla franca Schmitt, 1942 (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)*. Zootaxa. 1509: 17 - 30.

- Freire, S.E.; Morrone, J.J. y Crisci, J.V. (1998) *Cladistic measures for conservation in southern South America: a view from the Asteracea (Angiosperms) and Curculionidae (Insecta: Coleoptera)*. Physis. 55: 27 - 32.
- García-Barros, E.; Gurrea, P.; Lucíañez, M.J.; Cano, J.M.; Munguira, M.L.; Moreno, J.C.; Sainz, H.; Sanz, M.J. y Simón, J.C. (2002) *Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean)*. J.Biogeogr. 29: 109 - 124.
- Ghermandi, L. y González, S. (2012) *Observaciones tempranas de la deposición de ceniza por la erupción volcánica del Cordón Caulle y sus consecuencias sobre la vegetación de la estepa del NO de la Patagonia*. Ecol.Austral. 22: 144 - 149.
- Giri, F. y Collins, P.A. (2004) *A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the Family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin*. Ital.J.Zool. 71: 85 - 88.
- Giri, F. y Collins, P.A. (2014) *Clinal variation in carapace shape in the South American freshwater crab, Aegla uruguayana (Anomura: Aeglidae)*. Biol.J.Linn.Soc. 113: 914 - 930.
- Giri, F. y José de Paggi, S. (2006) *Geometric morphometric and biometric analysis for the systematic elucidation of Brachionus caudatus Barrois and Daday, 1894 (Rotifera Monogononta Brachionidae) forms*. Zool.Anz. 244: 171 - 180.
- Giri, F. y Loy, A. (2008) *Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions*. J.Crust.Biol. 28: 37 - 45.
- Giri, F. y Williner, V. *Quali-quantitative analysis of metapopulation of Aegla affinis (Decapoda: Anomura: Aeglidae). In the way of differentiation? 3rd Brazilian Crustacean Congress and The Crustacean Society Meeting. Mid-Year Meeting, Florianópolis, Brasil, 24 al 28 de octubre de 2004, p. 209.*
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. y Nixon, K.C. (2008) *TNT, a free program for phylogenetic analysis*. Cladistics. 24: 774 - 786.
- Goyenechea, I.; Flores Villela, O. y Morrone, J.J. (2001) *Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística*. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (Eds.: Llorente-Bousquets, J. y

Morrone, J.J.) México City: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, p. 225-243.

Grehan, J.R. (1989) *Panbiogeography and conservation science in New Zealand*. New Zealand J Zool. 16: 731 - 748.

Grehan, J.R. (1991) *Panbiogeography 1981-91: Development of an earth/life synthesis*. Prog.Phys.Geogr. 15: 331 - 363.

Grehan, J.R. (1993) *Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time*. Biodivers. Lett. 1: 134 - 140.

Grehan, J.R. (2001) *Panbiogeografía y la geografía de la vida*. En: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones (Eds.: Llorente-Bousquets, J. y Morrone, J. J.) Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México, México, p. 181-195.

Guisan, A.; Lehmann, A.; Ferrier, S.; Austin, M.; Overton, J.M.C.C.; Aspinall, L. y Hastie, T. (2006) *Making better biogeographical predictions of species' distributions*. J.Appl.Ecol. 43: 386 - 392.

Haydon, D.T.; Crother, B.I. y Pianka, E.R. (1994) *New directions in biogeography?* Trends Ecol Evol. 9: 403 - 406.

Heads, M. (2004) *What is a node?* J.Biogeogr. 31: 1883 - 1891.

Heads, M. (2014) *Panbiogeography, its critics, and the case of the ratite birds*. Austral. Syst. Bot. 27: 241 - 256.

Hepp, L.U.; Fornel, R.; Restello, R.M.; Trevisan, A. y Santos, S. (2012) *Intraspecific morphological variation in freshwater crustacean Aegla plana in Southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape*. J.Crust.Biol. 32: 511 - 518.

Hillebrand, H. (2004) *On the generality of the latitudinal diversity gradient*. Amer.Nat. 163: 192 - 211.

Hummer, K.E. y Hancock, J.F. (2015) *Vavilovian centers of plant diversity: implications and impacts*. Hortscience. 50: 780 - 783.

Irwin, D.E.; Bensch, S. y Price, T.D. (2001) *Speciation in a ring*. Letters to Nature. 409: 333 - 337.

Irwin, D.E.; Bensch, S.; Irwin, J.H. y Price, T.D. (2005) *Speciation by Distance in a Ring Species*. Science. 307: 414 - 416.

- IUCN (2012) Red List Categories and Criteria. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2010) The IUCN Red List of Threatened Species. Available online at: <http://www.iucnredlist.org.br>.
- Jackson, D.A.; Peres-Neto, P.R. y Olden, J.D. (2001) *What controls who is where in freshwater fish communities — the roles of biotic, abiotic, and spatial factors*. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 58: 157 - 170.
- Jara, C.G. (1977) *Aegla rostrata n. sp., (Decapoda, Aeglidae), nuevo crustáceo dulceacuícola del Sur de Chile*. Stud. Neotrop. Fauna E. 12: 165 - 176.
- Jara, C.G. (1982) *Aegla bahamondei, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Coastal Mountain Range of Nahuelbuta, Chile*. J.Crust.Biol. 2: 232 - 238.
- Jara, C.G. (1995) *Distribución geográfica de Aegla papudo Schmitt, 1942, y estado de conservación de sus poblaciones*. Gayana Zool. 59: 13 - 22.
- Jara, C.G.; Rudolph, E.H. y González, E.R. (2006) *Estado de conocimiento de los malacostráceos dulceacuícolas de Chile*. Gayana. 70(1): 40 - 49.
- Jörger, K.M. y Schrödl, M. (2013) *How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy*. Front.Zool. 10: 59.
- Keith, S.A.; Kerswell, A.P. y Connolly, S.R. (2014) *Global diversity of marine macroalgae: environmental conditions explain less variation in the tropics*. Global Ecol. Biogeogr. 23: 517 - 529.
- Klingenberg, C. P. (1996) *Multivariate Allometry*. En: *Advances in morphometrics* (Eds.: Marcus, L.E.; Corti, M.; Loy, A.; Naylor, G.J.P. y Slice, D.E.) Plenum, New York, USA, p. 23-49.
- Klingenberg, C.P. (2011) *MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics*. Mol.Ecol.Resour. 11: 353 - 357.
- Klingenberg, C.P. (2013) *Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes*. Hystrix. 24: 15 - 24.
- Klingenberg, C.P. (2015) *Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications*. Symmetry. 7: 843 - 934.
- Klingenberg, C.P.; Barluenga, M. y Meyer, A. (2002) *Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry*. Evolution. 56: 1909 - 1920.

- Klingenberg, C.P.; Leamy, L.J.; Routman, E.J. y Cheverud, J.M. (2001) *Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics*. *Genetics*. 157: 785 - 802.
- Klingenberg, C.P. y McIntyre, G.S. (1998) *Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods*. *Evolution*. 52: 1363 - 1375.
- Klingenberg, C.P.; Mebus, K. y Auffray, J.C. (2003) *Developmental integration in a complete morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible?* *Evol.Dev.* 5: 552 - 531.
- Knowlton, N. (1986) *Cryptic and sibling species among the Decapod Crustacea*. *J.Crust.Biol.* 6: 356 - 363.
- Konan, K.M.; Adèpo-Gourène, A.B.; Ouattaraa, A.; Nyingy, W.D. y Gourène, G. (2010) *Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp Macrobrachium vollenhovenii Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers*. *Fish.Res.* 103: 1-8.
- Körner, C. (2007) *The use of 'altitude' in ecological research*. *Trends Ecol Evol.* 22: 569 - 574.
- Kuschel, G. (1960) *Terrestrial zoology in southern Chile*. *Proc.R.Soc. of London. Series B, Biol.Sci.* 152: 540 - 550.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1997) *A new genus and species of Nemonychidae (Coleoptera) associated with Araucaria angustifolia in Brazil*. *N.Z.J.Entomol.* 20: 15 - 22.
- Lecointre, G.; Améziane, N.; Boisselier, M.-C.; Bonillo, C.; Busson, F.; Causse, R.; Chenuil, A.; Couloux, A.; Coutanceau, J.-P.; Cruaud, C.; Udekem d'Acoz, C. d'.; De Ridder, C.; Denys, G.; Dattaï, A.; Duhamel, G.; Eléaume, M.; Féral, J.-P.; Gallut, C.; Havermans, C.; Held, C.; Hemery, L.; Lautrédou, A.-C.; Martin, P.; Ozouf-Costaz, C.; Pierrat, B.; Pruvost, P.; Puillandre, N.; Samadi, S.; Saucède, T.; chubart, C. y David, B. (2013) *Is the species flock concept operational? The antarctic shelf case*. *Plos One* 8: e68787.
- Ledru, M.-P. y Stevenson, J. (2012) *The rise and fall of the genus Araucaria: a southern hemisphere climatic connection*. En: *Peopled landscapes. Archaeological and biogeographic approaches to landscapes* (Edes.: Haberle, S.J. y David, B.) Canberra, Australia.: ANU E Press, p. 241-253.

- López-Greco, L.S.; Viau, V.E.; Lavalpe, M.; Bond-Buckup, G. y Rodríguez, E.M. (2004) *Juvenile hatching and maternal care in Aegla uruguayana (Anomura, Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 24: 309 - 313.
- Loretán, G.; Rueda, E.C.; Collins, P.; Giri, F. *Filogeografía de una especie de cangrejo endémica de la provincia de Misiones, Argentina (Aegla singularis. Crustacea. Decapoda. Anomura)*. IV Congreso de la Sociedad Uruguaya de Genética. XLIX Reunión Anual de la Sociedad de Genética de Chile. XLV Congreso Argentino de Genética, Montevideo, Uruguay, 9 al 12 de Octubre de 2016, p. 150.
- Lovejoy, N.R.; Bermingham, E. y Martin, A.P. (1998) *Marine incursion into South America*. Nature. 396: 421 - 422.
- Löwenberg-Neto, P. (2014) *Neotropical region: a shapefile of Morrone's biogeographical regionalisation*. Zootaxa. 3802: 300.
- Löwenberg-Neto, P. (2015) *Andean region: a shapefile of Morrone's biogeographical regionalisation*. Zootaxa. 3985: 600.
- Luna Vega, I.; Alcántara Ayala, O.; Espinosa Organista, D. y Morrone, J.J. (1999) *Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa*. J.Biogeogr. 26: 1299 - 1305.
- Luna Vega, I.; Alcántara Ayala, O.; Morrone, J.J. y Espinosa Organista, D. (2000) *Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico*. Diversity Distrib. 6: 137 - 143.
- Luna-Vega, I.; Morrone, J.J. y Escalante, T. (2010) *Conservation biogeography: a view point for evolutionary biogeography*. En: *Biogeography* (Eds.: Gailis, M. y Kalninš, S.) Nova Science Publishers, Inc., Tintern, MON, United Kingdom, p. 229-240.
- MacLeod, N. (1999) *Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis*. Paleobiology. 25: 107 - 138.
- Magris, R.A.; Bond-Buckup, G.; Magalhães, C.; Mantelatto, F.L.; Reid, J.W.; Elmoor-Loureiro, L.M.A.; Coelho, P.A.; Santana, W.; Buckup, L.; Rocha, S.S.; Bueno, S.L.S.; Pinheiro, M.A.A.; D'Incao, F.; Ivo, C.T.C.; Neto, J.D.; Rodrigues, E.S.; Araujo, P.B.; Boos, H.Jr. y Almeida Duarte, L.F. (2010) *Quantification of extinction risk for crustacean species: an overview of the National Red Listing process in Brazil*. Nauplius. 18: 129 - 135.

Malak, D.A.; Livingstone, S.R.; Pollard, D.; Polidoro, B.A.; Cuttelod, A.; Bariche, M.; Bilecenoglu, M.; Carpenter, K.E.; Collette, B.B.; Francour, P.; Goren, M.; Kara, M.H.; Massutí, E.; Papaconstantinou, C. y Tunesi, L. (2011) *Overview of the conservation status of the marine fishes of the mediterranean sea*. Gland, Switzerland and Malaga, Spain: IUCN.

Marchiori, A.B.; Bartholomei-Santos, M.L. y Santos, S. (2014) *Intraspecific variation in Aegla longirostri (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation?* Biol.J.Linn.Soc. 112: 31 - 39.

Marchiori, A.B.; Fornel, R. y Santos, S. (2015) *Morphometric variation in allopatric populations of Aegla platensis (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation*. Zoomorphology. 134: 45 - 53.

Martin, J.W. y Abele, L.G. (1986) *Phylogenetic relationships of the genus Aegla (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny*. J.Crust.Biol. 6: 576 - 616.

Maury, E.A.; Pinto-da-Rocha, R. y Morrone, J.J. (1996) *Distribution of Acropsopilio chilensis Silvestri, 1904, in southern South America (Opiliones, Palpatores, Caddidae)*. Biogeographica. 72: 127 - 132.

Mayén-Estrada, R. y Aguilar-Aguilar, R. (2012) *Track analysis and geographic distribution of some Lagenophrys Stein, 1852 (Protozoa: Ciliophora: Peritrichia) species*. J. Nat. Hist. 46: 249 - 263.

Melo, G.A.S. (2003) *Famílias Atyidae, Palaemonidae e Sergestidae*. En: *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil* (Ed.: Melo, G.A.S.) Editora Loyola, São Paulo, Brasil, p. 283-415.

Mercado-Salas, N.F.; Pozo, C.; Morrone, J.J. y Suárez-Morales, E. (2012) *Distribution patterns of the American species of the freshwater genus Eucyclops (Copepoda: Cyclopoida)*. J.Crust.Biol. 32: 457 - 464.

Miserendino, M.L. (2001) *Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships*. Hydrobiologia. 444: 147 - 158.

Monteiro, L.R. y Abe, A.S. (1999) *Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure*. J.Morphol. 241: 251 - 263.

- Monteiro, L.R.; Bonato, V. y dos Reis, S.F. (2005) *Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae)*. *Evol.Dev.* 7: 429 - 439.
- Monteiro, L.R. y dos Reis, S.F. (1999) *Princípios de morfometria geométrica*. Holos, Riberão Preto.
- Morrone, J.J. (1996) *On the geographical distribution of Aegla Leach: Identification of areas of endemism (Decapoda: Aeglidae)*. *Biogeographica*. 72: 113 - 119.
- Morrone, J.J. (1999) *How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation? A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae)*. *Biogeographica*. 75: 89 - 96.
- Morrone, J.J. (2000) *La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad*. En: *Hacia un proyecto CYTES para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES*. (Eds.: Martín-Piera, F.; Morrone, J. J. y Melic, A.) SEA-CYTED-Instituto Humboldt, Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España, p. 69-78.
- Morrone, J.J. (2001a) *Homology, biogeography and areas of endemism*. *Diversity Distrib.* 7: 297 - 300.
- Morrone, J.J. (2001b) *Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la diversidad en tiempo-espacio*. México: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Morrone, J.J. (2002) *El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales*. *Rev.Soc.Entomol.Argent.* 61: 1 - 14.
- Morrone, J.J. (2004) *Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición*. *Rev.Bras.Entomol.* 48: 149 - 162.
- Morrone, J.J. (2006) *Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna*. *Annu.Rev.Entomol.* 51: 467 - 494.
- Morrone, J.J. (2007) *Hacia una biogeografía evolutiva*. *Rev.Chil.Hist.Nat.* 80: 520.
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary biogeography. An integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York, USA.
- Morrone, J.J. (2014) *Biogeographical regionalisation of the Neotropical region*. *Zootaxa*. 3782: 1 - 110.

- Morrone, J.J. (2015a) *Biogeographical regionalisation of the Andean region*. Zootaxa. 3936: 207 - 236.
- Morrone, J.J. (2015b) *Track analysis beyond panbiogeography*. J.Biogeogr. 42: 413 - 425.
- Morrone, J.J. y Crisci, J.V. (1992) *Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica*. Evol.Biol. 6: 53 - 66.
- Morrone, J.J. y Crisci, J.V. (1995) *Historical biogeography: Introduction to methods*. Annu.Rev.Ecol.Syst. 26: 373 - 401.
- Morrone, J.J. y Lopretto, E.C. (1994) *Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach*. J.Biogeogr. 21: 97 - 109.
- Morrone, J.J. y Lopretto, E.C. (1996) *Cladistics of the Family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): a reappraisal*. J. Comp. Biol. 1: 65 - 72.
- Morrone, J.J. y Márquez, J. (2001) *Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology*. J.Biogeogr. 28: 635 - 650.
- Murphy, N.P. y Austin, C.M. (2004) *Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus Macrobrachium (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development*. Zool. Scripta. 34: 187 - 197.
- Nicola, P.A.; Monteiro, L.R.; Pessoa, L.M.; Von Zuben, F.J.; Rohlf, F.J. y dos Reis, S.F. (2003) *Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus Trinomys (Rodentia: Echimyidae)*. Biol.J.Linn.Soc. 80: 385 - 396.
- Nixon, K.C. (2002) WinClada ver. 1.0000. Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Noro, C.K. y Buckup, L. (2010) *The burrows of Parastacus defossus (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from southern Brazil*. Zoologia. 27: 341 - 346.
- Nowell, C. y Jackson, P. (1996) *Wild Cats. Status survey and conservation action plan*. IUCN, The World Conservation Union 1 - 383.
- Oldfield, S. (1997) *Cactus and succulent plants. Status survey and conservation action plan*. Cactus and Succulent Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK., IUCN/SSC.

- Ortmann, A.E. (1902) *The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography*. P.Am.Philos.Soc. 41: 267 - 400.
- Oyanedel, A.; Valdovinos, C.; Sandoval, N.; Moya, C.; Kiessling, G.; Salvo, J. y Olmos, V. (2011) *The southernmost freshwater anomurans of the world: geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 31: 396 - 400.
- Page, R.D.M. (1987) *Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography*. Syst.Zool. 36: 1 - 17.
- Panné Huidobro, S. (2010). *Organismos Acuáticos Ornamentales: su importación y exportación en el 2009*. Dirección de Acuicultura Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Argentina.
- Pardini, R. (1988) *Feeding ecology of the neotropical river otter Lontra longicaudis in an Atlantic Forest stream, south-eastern Brazil*. J.Zool.,Lond. 245: 385 - 391.
- Patterson, B.D.; Solari, S. y Velazco, P.M. (2012) *The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals*. En: *Bones, Clones, and Biomes: The history and geography of Recent Neotropical mammals* (Eds.: Patterson, B.D. y Costa, L.P.) University of Chicago, Chicago, USA, p. 351-378.
- Pérez, A.E. y Schuster, V. (2016). *Implicancias experimentales para una tecnología extractiva de crustáceos de agua dulce mediante el uso de alfarería. Lago Lácar, Patagonia noroccidental (Argentina)*. Rev. Mus. Antropol. 9: 13 - 20.
- Pérez, S.I.; Bernal, V. y González, P. (2006) *Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation*. J. Anat. 208: 769 - 784.
- Pérez-Losada, M.; Bond-Buckup, G.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2004) *Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater "crabs" Aegla (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches*. Syst.Biol. 53: 767 - 780.
- Pérez-Losada, M.; Bond-Buckup, G.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2009) *Conservation assessment of southern South American freshwater ecoregions on the basis of the distribution and genetic diversity of crabs from the genus Aegla*. Conserv. Biol. 23: 692 - 702.

- Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Bond-Buckup, G. y Crandall, K.A. (2002a) *Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs Aegla (Anomura, Aeglidae): assigning priorities for aquatic habitat protection*. Biol.Cons. 105: 345 - 353.
- Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Bond-Buckup, G. y Crandall, K.A. (2002b) *Phylogenetic relationships among the species of Aegla (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile*. J.Crust.Biol. 22: 304 - 313.
- Posadas, P.; Miranda-Esquivel, D.R. y Crisci, J.V. (2001) *Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from southern South America*. Conserv. Biol. 15: 1325 - 1334.
- Potter, P.E. (1997) *The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history*. J South Am Earth Sci. 10: 331 - 344.
- Pruitt, N.L. (1990) *Adaptations to temperature in the cellular membranes of Crustacea: membrane structure and metabolism*. J.Therm.Biol. 15: 1 - 8.
- R Development Core Team. (2008) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-00051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Barahona, S. (2015) *Geographic differentiation of tree ferns (Cyatheales) in Tropical America*. Am. Fern J. 105: 73 - 85.
- Ribeiro, A.C. (2006) *Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin*. Neotrop.Ichthyol. 4: 225 - 246.
- Ringuelet, R.A. (1948a) *Los cangrejos argentinos del género Aegla de Cuyo y la Patagonia*. Rev.Mus.La Plata Zool. 5: 297-349.
- Ringuelet, R.A. (1948b) *Una nueva Aegla del noreste argentino*. Notas Mus.La Plata Zool. 13: 203 - 208.
- Ringuelet, R.A. (1949a) *Consideraciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del Genero Aegla Leach (Decapodos Anomuros)*. Rev.Mus.La Plata Zool. 14: 111 - 118.
- Ringuelet, R.A. (1949b) *Los anomuros del género Aegla del noroeste de la República Argentina*. Rev.Mus.La Plata Zool. 6: 1 - 45.

- Ringuelet, R.A. (1956) *Los factores históricos o geológicos en la zoogeografía de la Argentina*. Holmbergia. 5: 125 - 140.
- Ringuelet, R.A. (1959a) *La prioridad en el estudio biométrico de los decápodos anomuros del género Aegla Leach*. Notas Mus.La Plata Zool. 14: 119 - 121.
- Ringuelet, R.A. (1959b) *Notas sobre Aegla de Argentina y Paraguay (Crust. Decap. Anomura)*. Physis. 21: 231 - 239.
- Ringuelet, R. A. (1960) *Identificación de los crustáceos anomuros del género Aegla de la República de Bolivia*. En: *Actas y trabajos del primer congreso sudamericano de zoología* (Ed.: Ringuelet, R.A.) Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, p. 245-449.
- Rocha, S.S.; Shimizu, R.M. y Bueno, S.L.S. (2010) *Reproductive biology in females of Aegla strinatii (Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 30: 589 - 596.
- Rohlf, F.J. (1999) *Shape statistics: procrustes superimpositions and tangent spaces*. J.Classif. 16: 197 - 223.
- Rohlf, F.J. (2004) *tpsDig, version 1.40*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2007a) *tpsRegr, version 1.34*. Department of Ecology y Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2007b) *tpsRelw, version 1.45*. Department of Ecology y Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2008) *tpsUtil, version 1.40*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2010) *TpsDig2, version 2.16*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. y Corti, M. (2000) *Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape*. Syst.Biol. 49: 740 - 735.
- Rohlf, F.J. y Marcus, L.F. (1993) *A revolution in morphometrics*. Trends Ecol Evol. 8: 129 - 132.
- Rohlf, F.J. y Slice, D. (1990) *Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks*. Syst.Zool. 39: 40 - 59.

- Ronco, A.E.; Marino, D.J.G.; Abelando, M.; Almada, P. y Apartin, C.D. (2016) *Water quality of the main tributaries of the Paraná Basin: glyphosate and AMPA in surface water and bottom sediments*. Environ Monit Assess. DOI 10.1007/s10661-016-5467-0.
- Rosenfield, J.A. (2002) *Pattern and process in the geographical range of freshwater fishes*. Global Ecol. Biogeogr. 11: 323 - 332.
- Salas, L. y César, I. (2007) *Reportes del genero Aegla (Aeglidae, Crustacea), en ríos de Catamarca*. Primeras Jornadas Universitarias de Ciencias Exactas y Naturales Biología 46.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Bartholomei-Santos, M.L.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2015) *Three new species of Aeglidae (Aegla, Leach, 1820) from Paraná State, Brazil*. J.Crust.Biol. 35: 839 - 849.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Loureiro, T.G.; Gonçalves, A.S. y Verdi, A. (2014) *The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura), with the description of a new species of Aegla*. En: *Advances in freshwater decapod systematics and biology* (Eds.: Yeo, D.C.J.; Cumberlidge, N. y Klaus, S.) Boston: Crustaceana Monographs, p. 195-205.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Pérez-Losada, M.; Finley, M. y Crandall, K.A. (2012) *Three new species of Aegla (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay river hydrographic basin in Brazil*. J.Crust.Biol. 32: 529 - 540.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Bartholomei-Santos, M.L. y Buckup, L. (2009) *Aegla manuinflata, a new species of freshwater anomuran (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters*. Zootaxa. 2088: 31 - 40.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Crandall, K.A. y Buckup, L. (2010) *New records and description of a new species of Aeglidae (Crustacea: Anomura) from river basins in southern Brazil*. Nauplius. 18: 79 - 86.
- Santos, S.; Jara, C.G.; Bartholomei-Santos, M.L.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2013) *New species and records of the genus Aegla Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from the west-central region of Rio Grande do Sul, Brazil*. Nauplius. 21: 211 - 223.
- Schmitt, W.L. (1942) *The species of Aegla, endemic South American fresh-water Crustaceans*. Proc. U. S. Nat. Mus. 91: 431 - 525.

- Schuldt, M.; Núñez, P.; Mersing, W.; Del Valle, A. y Manceñido, M. (1988) *Aegla (Crustacea, Anomura) en el Lago Huechulafquen (Neuquén, Argentina) y algunas implicancias filogenéticas para Aeglidae del centro oeste de Argentina*. Anales Soc.Ci.Argent. 217: 27 - 37.
- Silva, H.M.A. y Gallo, V. (2016) *Distributional patterns of enchodontoid fishes in the Late Cretaceous*. Cretaceous Res. 65: 223 - 231.
- Silva, I.C.; Alves, M.J.; Paula, J. y Hawkins, S.J. (2010) *Population differentiation of the shore crab Carcinus maenas (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses*. Sci.Mar. 74: 435 - 444.
- Silva de Oliveira, D.A.; Decraemer, W.; Holovachov, O.; Burr, J.; Tandingan de Ley, I.; De Ley, P.; Moens, T. y Derycke, S. (2012) *An integrative approach to characterize cryptic species in the Thoracostoma trachygaster Hope, 1967 complex (Nematoda: Leptosomatidae)*. Zool. J. Linnean Soc. 164: 18 - 35.
- Squeo, F.A.; Estades, C.; Bahamonde, N.; Cavieres, L.A.; Rojas, G.; Benoit, I.; Parada, E.; Fuentes, A.; Avilés, R.; Palma, A.; Solís, R.; Guerrero, S.; Montenegro, G. y Torres-Mura, J.C. (2010) *Revisión de la clasificación de especies en categorías de amenaza en Chile*. Rev.Chil.Hist.Nat. 83: 511 - 529.
- Tagliorette, A. y Mansur, L. (2008) *Manual de Áreas Protegidas*. Puerto Madryn: Fundación Patagonia Natural.
- Teodósio, E.A.F.M.O. y Masunari, S. (2007) *Description of first two juvenile stages of Aegla schmitti Hobbs III, 1979 (Anomura: Aeglidae)*. Nauplius. 15: 73 - 80.
- Thompson, D.W. (1917) *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Torres, V.; Giri, F. y Collins, P.A. (2014) *Geometric morphometric analysis of the freshwater prawn Macrobrachium borellii (Decapoda: Palaemonidae) at a microgeographical scale in a floodplain system*. Ecol.Res. 29: 959 - 968.
- Trevisan, A.; Zanetti Marochi, M.; Costa, M.; Santos, S. y Masunari, S. (2012) *Sexual dimorphism in Aegla marginata (Decapoda: Anomura)*. Nauplius. 20: 75 - 86.
- Tumini, G.; Giri, F.; Williner, V. y Collins, P.A. (2016) *The importance of biogeographical history and extant environmental conditions as drivers of freshwater decapod distribution in southern South America*. Freshwater Biol. 61: 715 - 728.

- Vane-Wright, R.; Humphries, C. y Williams, P. (1991) *What to protect? Systematics and the agony of choice*. Biol.Cons. 55: 235 - 254.
- Vanin, S.A. (1976) *Taxonomic revision of the South American Belidae (Coleoptera)*. Arquivos de Zoologia. 28: 1 - 75.
- Vaz-Ferreira, R.; Gary, R. y Vaz-Ferreira, M. (1945) *Notas biométricas sobre los crustáceos decápodos del género Aegla Leach, I. La variación de algunas magnitudes en Aegla uruguayana Schmitt*. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo. 24: 1 - 5.
- Viau, V.E.; López-Greco, L.S.; Bond-Buckup, G. y Rodríguez, E.M. (2006) *Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, Aegla uruguayana (Aeglidae)*. Acta Zool. 87: 253 - 264.
- Vreugdenhil, D.; Terborgh, J.; Cleef, A.M.; Sinitsyn, M.; Boere, G.C.; Archaga, V.L. y Prins, H.H.T. (2003) *Comprehensive protected areas system composition and monitoring*. Shepherdstown, WICE, USA.
- Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface*. Macmillan and Company, London, United Kingdom.
- Waters, J.M.; Trewick, S.A.; Paterson, A.M.; Spencer, H.G.; Kennedy, M.; Craw, D.; Burridge, C.P. y Wallis, G.P. (2013) *Biogeography off the tracks*. Syst.Biol. 62: 494 - 498.
- Wheeler, Q.D. y Meier, R. (2000) *Species concepts and phylogenetics theory. A debate*. Columbia University Press, New York City, USA.
- Whittaker, R.J.; Araújo, M.B.; Jepson, P.; Ladle, R.J.; Watson, J.E.M. y Willis, K.J. (2005) *Conservation Biogeography: assessment and prospect*. Diversity Distrib. 11: 3 - 23.
- Wiens, J.J. (2004) *What Is Speciation and How Should We Study It?* Amer.Nat. 163: 914 - 923.
- Wiens, J.J. (2007) *Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity*. Syst.Biol. 56: 875 - 878.
- Wiens, J.J. y Servedio, M.R. (2000) *Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species*. Proc.R.Soc. B: Biological Sciences. 267: 631 - 636.
- Wiley, E.O. (1988). *Parsimony analysis and vicariance biogeography*. Syst.Biol. 37: 271-290.

- Williams, P.H. y Humphries, C.J. (1994) *Systematics and conservation evaluation*. En: *Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation* (Eds.: Forey, P.L.; Humphries, C.J. y Vane-Wright, R.I.) Clarendon Press, The Systematics Association, Oxford, special volume no. 50, p. 269-287.
- Williner, V.; Giri, F. y Collins, P.A. (2009) *Los crustáceos decápodos dulciacuícolas en Argentina*. Revista FABICIB. 14: 107 - 125.
- Williner, V.; Giri, F. y Collins, P.A. (2010) *Metapopulations of Decapods in the floodplain of Parana River, South America*. En: *Floodplains: Physical geography, ecology and societal interaction* (Ed.: Álvarez, M.A.) Nova Science Publishers, Inc., Hauppauge, New York, USA, p. 179-199.
- Yeo, D.C.J.; Ng, P.K.L.; Cumberlidge, N.; Magalhães, C.; Daniels, S.R. y Campos, M.R. (2008) *Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater*. Hydrobiologia. 595: 275 - 286.
- Zelditch, M.L.; Swidersk, D.L.; Sheets, H.D. y Fink, W.L. (2004) *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, New York and London.

APÉNDICES

APÉNDICE 1b

Presencia de aéglicos (familia Aeglidae) en Argentina

latitud	longitud	<i>A. riolimayana</i>	<i>A. affinis</i>	<i>A. humahuaca</i>	<i>A. intercalata</i>	<i>A. jujuyana</i>	<i>A. neuquensis</i>	<i>A. platensis</i>	<i>A. ringueleti</i>	<i>A. saltensis</i>	<i>A. sanlorenzo</i>	<i>A. scamosa</i>	<i>A. septentrionalis</i>	<i>A. singularis</i>	<i>A. uruguayana</i>	<i>A. n. sp. 5</i>	<i>A. n. sp. 6</i>	<i>A. n. sp. 7</i>	<i>A. n. sp. 8</i>	<i>A. n. sp. 9</i>	<i>A. n. sp. 10</i>
-22,095015	-65,472066	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-22,109301	-65,592755	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-22,409889	-65,571528	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-22,920833	-65,290000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-22,971033	-66,069130	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,133333	-64,033333	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,197222	-65,340278	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,202629	-65,346610	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,241111	-64,274722	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,392326	-65,719168	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,433568	-65,349310	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,561840	-64,386617	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,563889	-65,384722	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,574584	-65,397993	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,626625	-65,403605	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,698750	-65,548964	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,730287	-64,574706	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,747500	-64,665833	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,794689	-64,786243	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,801016	-65,476004	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-23,971981	-64,305141	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,120657	-65,438147	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,162828	-65,360780	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,212522	-65,352415	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,214707	-66,319488	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,356801	-65,028790	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,445170	-65,958555	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-24,585162	-65,364330	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,724389	-65,502028	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-24,785212	-65,474054	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-25,121111	-66,158611	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-25,130615	-65,015746	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
-25,131111	-65,015000	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-25,154226	-65,688012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-25,190889	-64,928127	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-25,489213	-64,959972	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,211224	-65,602327	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,234434	-65,491509	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,240833	-65,159722	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,496967	-65,401073	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,638066	-65,189468	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,702720	-65,432898	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,786924	-65,388415	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,816917	-54,761167	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,845728	-65,275087	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,855278	-65,430833	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,883044	-65,704977	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,903705	-65,365609	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,923056	-65,681917	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,933333	-65,775833	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-26,944704	-65,669417	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,120694	-55,373047	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-27,135169	-64,946400	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,283655	-55,536253	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-27,322138	-65,915114	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,339025	-65,756016	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,358333	-65,818056	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,374806	-54,297750	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
-27,383796	-63,516602	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,400713	-65,979137	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,415556	-55,470472	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-27,463687	-55,810917	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,486042	-54,683506	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-27,492444	-54,677222	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,517467	-55,450233	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-27,522733	-55,179215	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

-27,652433	-55,601556	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-27,674144	-55,620464	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-27,686001	-55,654999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-27,746126	-54,999756	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-27,757778	-67,920333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
-27,764861	-55,799278	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-27,787611	-68,087556	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
-27,850014	-65,834028	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,870444	-55,156806	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,876390	-55,276808	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-27,904033	-55,371977	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-27,931674	-55,460984	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-28,022778	-65,941778	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,076917	-65,904433	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,210821	-65,871986	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,216167	-65,881972	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,268889	-65,739500	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,287028	-65,729444	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,431139	-65,846583	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,467276	-65,768161	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,650186	-68,302303	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-28,658556	-68,418639	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-28,658559	-65,797895	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-28,659139	-68,410778	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-30,183333	-69,066667	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-30,213187	-69,036253	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-30,333398	-68,711568	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-30,510556	-69,308333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-31,162111	-59,728694	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,252083	-69,454000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-31,287375	-57,954189	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-31,415291	-58,039611	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,431667	-69,531389	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-31,439123	-60,631400	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-31,611491	-58,048146	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,635948	-60,675929	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,660016	-60,599312	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,686667	-69,488333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-31,718671	-60,526754	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

-31,777959	-60,360125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,784563	-60,314873	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,925883	-58,193538	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-31,985506	-68,735889	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,068900	-60,653185	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,171001	-64,373001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,298278	-60,444056	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,306361	-60,425917	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,339150	-58,262390	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,469566	-58,226118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,483333	-68,283333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,532154	-69,014744	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,589725	-69,351250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,666667	-69,366667	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,687365	-69,357394	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,749410	-58,680461	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,757971	-68,357326	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,912792	-60,672144	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-32,950000	-69,166667	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,958556	-69,267639	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-32,999959	-68,867423	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,004135	-60,624970	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,010484	-58,504404	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,015083	-61,433511	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,033917	-58,454694	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,042066	-69,103308	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,076347	-68,630261	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,223833	-66,237861	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,298056	-68,720000	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,363056	-69,111614	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,547039	-69,011387	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,565556	-69,016944	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,696444	-60,532194	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,703889	-60,341944	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,775285	-58,629356	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,823143	-59,463760	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-33,835806	-60,386972	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-34,071313	-59,507525	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-34,168176	-58,248869	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

-34,192861	-69,185250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-34,234022	-58,371239	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,236002	-58,885711	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,240194	-59,468389	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,337333	-60,282083	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,411499	-58,570069	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,413000	-59,961583	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,445475	-58,956677	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,450506	-58,670769	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,524629	-58,464778	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,528283	-59,081624	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,532083	-69,294222	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-34,542743	-58,434605	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,561965	-58,405551	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,564362	-59,123679	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,653581	-68,348946	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-34,865969	-57,882239	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-34,910255	-57,938113	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-35,083568	-69,603384	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-35,085278	-68,849722	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-35,160033	-69,869573	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-35,554001	-69,658997	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-35,792389	-70,141739	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,190194	-69,794111	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,504750	-69,853167	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,522528	-69,831139	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,752053	-70,011628	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,813538	-69,872718	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,818286	-71,080027	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,988611	-70,000472	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,095088	-70,117194	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,255556	-70,420556	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,371076	-70,275652	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,406708	-70,229145	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,078601	-70,614221	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,159992	-67,158164	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,509722	-70,453056	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,519325	-70,361233	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,727778	-68,173056	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-38,794439	-70,196515	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,872906	-71,205195	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,973107	-68,046833	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,005501	-67,928357	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,023504	-67,567676	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,163611	-66,141389	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,262669	-68,760669	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,488074	-65,608613	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,516667	-69,250000	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,720528	-71,583059	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,769645	-71,617443	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,786339	-71,225145	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,833722	-70,924528	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,895278	-65,047500	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,988056	-71,060056	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,996944	-70,835556	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,006262	-69,985509	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,044892	-71,660240	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,055413	-71,330106	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,127095	-70,737424	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,166032	-71,357576	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,173320	-71,446010	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,180833	-69,979722	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,364642	-71,313374	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,378123	-71,277317	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,494081	-70,531748	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,580800	-70,753701	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,731535	-70,687902	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,814806	-62,971222	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,902772	-71,035842	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,931578	-71,537406	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,043349	-71,171046	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,057027	-71,146011	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,069722	-70,338611	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,094780	-71,141858	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,106389	-70,839722	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,121282	-71,398087	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,461111	-70,656944	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,914695	-66,048414	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-42,166667	-71,166667	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,285556	-71,120833	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,326881	-71,124420	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,349361	-67,025528	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-42,411389	-71,073611	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,472283	-67,389173	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,500000	-67,359722	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,348889	-65,678611	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,462582	-70,855922	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,689722	-66,444167	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,854722	-68,817778	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,031098	-70,621269	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,979935	-71,393236	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,115896	-69,044438	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,598333	-69,182500	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,682222	-70,265278	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

APÉNDICE 1c

Presencia de aeglidos (familia Aeglidae) en Chile

latitud	longitud	<i>A. abtao</i>	<i>A. affinis</i>	<i>A. alacalufi</i>	<i>A. araucaniensis</i>	<i>A. bahamondei</i>	<i>A. cholchol</i>	<i>A. concepcionensis</i>	<i>A. denticulata</i>	<i>A. expansa</i>	<i>A. hueicollensis</i>	<i>A. intermedia</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. manni</i>	<i>A. neuquensis</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. papudo</i>	<i>A. pewenchae</i>	<i>A. rostrata</i>	<i>A. spectabilis</i>
-31,589290	-71,529432	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-31,633000	-71,158200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,218193	-70,821411	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,321606	-70,701536	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,486661	-71,184868	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,512785	-71,445697	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,564311	-71,283739	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,623642	-70,722697	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,733333	-70,550000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,824048	-70,593273	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,831290	-71,068381	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,846856	-71,108533	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,928661	-71,315718	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-32,995828	-71,266871	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,031614	-71,553054	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,041408	-71,448119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,071160	-71,624283	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,104126	-71,664530	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,140651	-71,702522	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,258889	-70,898056	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,285700	-70,242700	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,300844	-70,699824	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,316667	-70,400000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,400027	-71,156608	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-33,407902	-70,704246	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,412175	-70,733397	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,575648	-71,252431	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,581509	-71,167116	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,606291	-70,909197	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,626944	-70,925000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,631944	-71,600000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,659831	-70,935845	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
-33,685987	-70,999196	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,686368	-70,982627	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

-33,713842	-71,212811	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,736667	-71,423056	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,767222	-70,911389	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,801516	-71,302099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,815435	-70,159020	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-33,833049	-70,833431	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,910833	-70,730000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-33,947337	-70,712083	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-34,194444	-71,461111	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,399114	-70,914665	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,451444	-71,142802	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,519108	-70,967267	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,566667	-71,433333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,575278	-70,981944	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,582222	-71,351111	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-34,767919	-71,134765	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,183139	-71,391666	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,371659	-72,322022	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,411476	-71,679374	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-35,414051	-71,566913	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,416544	-71,682768	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,466667	-71,950000	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,520000	-71,850556	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-35,616560	-71,767457	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-35,619782	-72,017269	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-35,774716	-71,664865	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,908508	-71,491052	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-35,956962	-71,683425	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-35,972739	-70,561913	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,001226	-70,558174	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,003984	-71,723811	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-36,016614	-70,556289	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,020595	-72,122131	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,055368	-72,455217	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-36,060535	-72,077504	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-36,233333	-71,500000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-36,265386	-71,683347	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-36,298618	-71,658301	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-36,500000	-72,183333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-36,550984	-72,093531	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
-36,597198	-71,769155	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-36,615321	-72,931090	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,693718	-71,891688	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-36,709682	-72,468117	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,732260	-73,104571	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
-36,759366	-72,212728	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,801672	-73,027843	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-36,812838	-73,015180	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,821640	-72,783217	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,832005	-72,920371	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,832943	-73,066542	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-36,835666	-73,028787	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,850000	-72,866667	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,896216	-72,090228	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-36,901174	-73,035394	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,956372	-72,932005	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,966425	-72,937883	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,971053	-72,949001	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-36,978441	-72,862135	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,032727	-72,912607	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,040664	-72,020769	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,058216	-72,883396	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,060715	-72,872502	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,068000	-72,881771	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,189269	-71,980657	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,233566	-71,943049	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,284168	-72,716724	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,303232	-71,967668	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,410631	-72,348061	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,483333	-72,216667	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
-37,500772	-71,993341	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
-37,558520	-72,586759	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,584576	-72,149066	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,599611	-72,274946	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,653865	-72,526476	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-37,678259	-71,746139	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,690613	-73,356806	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-37,713869	-72,249535	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,733333	-73,383333	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-37,739320	-73,383303	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-37,783333	-72,700000	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,850000	-72,383333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,857468	-71,634616	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-37,930602	-73,257249	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-37,966022	-72,433473	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-38,029975	-72,357558	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-38,038813	-73,395296	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-38,162778	-72,905833	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,163869	-72,899466	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,195318	-73,356397	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
-38,233820	-72,321916	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-38,246596	-72,657077	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,259272	-72,680681	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,310214	-72,404581	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

-38,321193	-72,786372	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
-38,410168	-72,782559	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
-38,415683	-72,931322	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
-38,427778	-72,933333	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,467041	-72,299172	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,468941	-72,557693	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,535697	-72,431729	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,608084	-72,848562	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
-38,636491	-71,110719	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-38,673918	-71,311442	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-38,706072	-72,332980	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,720091	-71,118748	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-38,723485	-72,605081	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-38,749034	-72,587249	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,770198	-71,247384	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-38,798971	-71,270127	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
-38,805569	-72,883021	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-38,854361	-72,616293	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
-38,937027	-73,257466	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,019700	-73,002730	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,019845	-72,792342	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
-39,024684	-72,247452	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,056635	-72,165103	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,099371	-72,686376	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
-39,107444	-71,875876	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-39,114151	-71,752313	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-39,131592	-72,150256	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,148968	-73,160811	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,168531	-72,239464	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,230833	-72,868056	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,235944	-72,668836	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,281323	-72,221681	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
-39,300040	-72,406346	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,340684	-72,211083	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,357599	-72,623721	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,369527	-72,613046	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,377484	-72,631217	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,388515	-72,598640	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,393719	-73,190347	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,396044	-72,591269	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,404444	-73,199722	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,418611	-73,206667	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,426667	-73,212500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,428912	-72,787525	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,443402	-72,783230	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,453124	-72,787091	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,474524	-72,570637	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-39,478188	-72,689802	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-39,482661	-73,034469	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,488768	-72,809409	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,495858	-73,229729	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-39,500607	-72,514791	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-39,502081	-72,506589	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,503879	-72,758484	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,521674	-72,627429	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,529084	-72,536800	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,530834	-72,951820	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,541784	-72,962287	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,544134	-73,050722	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,551705	-72,031413	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,559293	-72,931431	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,585990	-72,436546	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,587241	-72,015587	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,592828	-71,974274	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,612038	-72,231550	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,652168	-72,322151	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,668888	-72,946661	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,673287	-72,885245	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,692263	-73,031716	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,696010	-71,885018	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,712056	-72,396528	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,712676	-72,443485	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,713827	-72,487360	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,714583	-72,400701	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,728892	-72,426108	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,730504	-71,853653	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,732510	-72,648890	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,733361	-72,433806	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,766412	-72,993209	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,775000	-72,441667	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,777312	-71,958697	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,781159	-72,390759	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,785556	-72,936111	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,801225	-73,252622	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,803109	-72,946195	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,805600	-73,163600	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
-39,806165	-72,726939	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,815782	-73,215144	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-39,824664	-71,996341	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,850373	-72,682343	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,852222	-72,955833	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,852586	-71,961801	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,856896	-72,816043	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
-39,863896	-73,440675	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-39,871057	-71,887674	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,873333	-72,440278	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,877163	-73,130243	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,882186	-72,566092	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,884756	-73,477679	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,886175	-72,649455	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,886432	-72,145680	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,891667	-73,439722	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-39,893935	-72,563460	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,898491	-73,412500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,909892	-72,564940	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,912680	-73,107665	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,916668	-72,707353	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,921774	-73,206333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,923303	-72,673294	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,926997	-72,806185	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,945029	-73,554082	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-39,945833	-72,762500	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,948216	-73,285567	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,951944	-73,191111	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-39,954628	-73,400219	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,954673	-73,375875	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,956028	-73,364288	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,960295	-73,327832	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,975135	-73,272105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
-39,984565	-72,661003	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,986732	-72,963320	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,989722	-73,139444	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-39,993492	-72,725864	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,000000	-73,138889	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,008889	-73,140556	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,010615	-72,978834	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,032086	-73,532992	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,041668	-72,909776	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,048056	-72,904167	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,075121	-72,891821	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,082793	-73,148616	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,086673	-73,371839	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,092500	-72,942222	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,110534	-72,802796	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,135405	-73,548880	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,145378	-73,648388	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,146329	-73,599308	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,151868	-73,247998	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,166609	-73,666246	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,213226	-72,269329	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,228183	-72,142146	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-40,244848	-72,691419	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,257922	-73,118054	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,266667	-73,200000	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,302022	-73,089335	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,306253	-73,054679	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,316232	-73,417786	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,328448	-72,953303	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,330374	-73,300151	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,342045	-72,573130	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,358656	-72,919666	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,383897	-73,001390	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,407778	-72,728056	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,450670	-72,889262	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,452691	-72,812850	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,462800	-71,956711	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,534444	-73,046111	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,538611	-73,141667	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,539743	-73,080762	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,547334	-72,819136	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,559508	-72,657146	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,569750	-73,139326	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,606667	-73,737500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-40,616389	-73,236111	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,647975	-72,418403	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,673035	-73,124605	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-40,716002	-72,404334	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,716134	-73,221139	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,718056	-73,170278	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,755151	-73,233272	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,768811	-72,599638	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,780333	-72,951535	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,810867	-73,324152	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-40,823168	-73,170564	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,007944	-73,291674	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,011111	-73,412500	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,122222	-72,413889	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,131280	-73,027220	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-41,137157	-72,382942	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,164987	-72,442304	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-41,218793	-73,305346	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,222723	-73,850947	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,232817	-72,263837	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,253395	-72,795223	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-41,259476	-72,477680	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,267702	-73,008350	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
-41,316329	-72,982362	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,383333	-72,283333	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-41,391902	-73,022092	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,395488	-72,919466	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-41,406602	-72,825933	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,411699	-72,957685	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,421111	-73,133333	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,461947	-72,644487	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
-41,494167	-72,260833	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,587780	-73,406700	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,613824	-72,673131	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,647222	-72,292500	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,807688	-72,729384	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,822778	-73,601667	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,850833	-73,733611	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,882367	-73,651249	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,929166	-73,733966	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-41,971518	-73,551676	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,048775	-73,959751	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,049337	-73,973323	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,091944	-73,788333	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,114848	-73,819072	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,129237	-72,593453	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,173119	-74,076403	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,259408	-72,729253	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,351111	-73,928056	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,384706	-73,827970	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,549167	-73,831111	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,631403	-74,104919	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,641087	-74,087497	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,673409	-73,897981	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,674294	-73,896141	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,704529	-72,797826	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,722500	-73,753056	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,775243	-73,944561	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,825278	-73,780000	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,855278	-72,794444	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,940169	-73,658843	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-42,996667	-72,442778	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,043611	-73,639167	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,100556	-73,696667	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,279167	-72,420000	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,591667	-74,683611	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,881944	-72,933611	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,973979	-72,782542	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,990815	-72,307082	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,995556	-72,228611	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-43,999184	-72,301258	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,003611	-72,672222	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

-44,078889	-72,188611	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,606111	-74,763056	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,796667	-75,093056	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,811944	-75,079167	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,837222	-75,049722	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-44,850000	-75,083333	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,246404	-73,219945	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,395188	-72,482951	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,442778	-72,784722	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,470833	-72,730556	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,496725	-72,226695	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,498889	-72,674167	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,569699	-72,057751	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,598209	-71,841214	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,602376	-71,803611	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,621111	-71,808056	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-45,632209	-71,901548	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,663102	-71,958853	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,667778	-72,050833	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,675833	-72,042222	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,715556	-72,046944	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,782699	-71,919495	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,803414	-71,916915	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-45,806667	-71,915833	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
-50,019444	-75,312500	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-50,551111	-75,321111	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

APÉNDICE 1d

Presencia de aéglicos (familia Aeglidae) en Uruguay

latitud	longitud	<i>A. carinata</i>	<i>A. platensis</i>	<i>A. prado</i>	<i>A. singularis</i>	<i>A. uruguayana</i>
-30,285867	-57,582339	0	1	0	1	0
-30,439687	-56,451812	0	1	0	0	0
-30,764933	-57,776972	0	1	0	1	0
-30,959152	-55,635230	0	1	0	0	0
-30,976505	-57,525286	0	0	0	1	1
-30,994525	-55,693027	0	1	0	0	1
-31,011317	-55,608127	0	1	0	0	0
-31,024243	-55,743988	0	0	0	0	1
-31,039167	-55,491944	1	0	0	0	0
-31,073525	-55,564920	0	1	0	0	0
-31,125025	-55,487372	0	1	0	0	0
-31,197372	-55,423052	0	0	0	0	1
-31,251628	-55,488122	1	0	0	0	0
-31,323891	-55,481293	0	1	0	0	0
-31,341142	-57,853431	0	1	0	0	1
-31,657131	-56,055540	0	0	0	0	1
-31,934304	-54,109986	0	0	0	0	1
-31,986597	-54,218146	0	0	0	0	1
-32,018427	-55,450588	0	1	0	0	0
-32,019282	-55,848846	0	0	0	0	1
-32,028172	-58,134696	0	0	0	0	1
-32,090591	-57,951129	0	0	0	0	1
-32,125897	-58,151691	0	0	0	0	1
-32,245667	-58,027156	0	0	0	0	1
-32,273392	-58,091440	0	0	0	0	1
-32,328400	-58,103239	0	0	0	0	1
-32,350614	-58,051359	0	0	0	0	1
-32,387582	-58,115796	0	0	0	0	1
-32,394686	-55,196121	0	0	1	0	0
-32,459527	-56,447521	0	0	0	0	1
-32,547934	-56,628017	0	0	0	0	1
-32,592478	-55,372781	0	0	0	0	1
-32,597517	-54,556100	0	0	0	0	1
-32,729178	-55,577541	0	0	0	0	1
-32,745787	-56,523292	0	0	0	0	1
-32,752461	-55,319598	0	0	0	0	1
-32,776497	-56,666339	0	1	0	0	0
-32,793500	-56,555840	0	0	0	0	1
-32,817885	-55,326489	0	0	0	0	1
-32,879902	-55,202487	0	0	0	0	1

-32,883027	-56,613508	0	1	0	0	0
-33,111931	-58,313643	0	0	0	0	1
-33,177381	-54,457079	0	1	0	0	0
-33,221504	-58,008865	0	0	0	0	1
-33,261791	-53,797837	0	0	0	0	1
-33,268369	-58,346469	0	1	0	0	1
-33,281447	-57,143894	0	0	0	0	1
-33,283060	-57,115461	0	0	0	0	1
-33,362341	-58,218546	0	0	0	0	1
-33,380865	-56,404744	0	1	0	0	0
-33,407239	-54,131343	0	1	0	0	0
-33,416656	-56,396332	0	1	1	0	0
-33,644294	-56,488334	0	0	0	0	1
-33,783181	-54,649176	0	0	0	0	1
-33,814904	-55,872370	0	1	0	0	0
-33,918555	-58,411066	0	1	0	0	1
-33,969729	-54,028774	0	0	1	0	0
-34,000044	-58,237499	0	0	0	0	1
-34,011683	-54,261119	0	0	1	0	0
-34,031583	-58,179289	0	0	0	0	1
-34,035525	-56,750966	0	1	0	0	0
-34,036607	-58,160658	0	0	0	0	1
-34,088365	-54,596370	0	0	0	0	1
-34,113499	-53,704400	0	0	1	0	0
-34,133343	-57,679049	0	0	0	0	1
-34,204737	-54,814675	0	0	0	0	1
-34,205944	-54,773925	0	1	0	0	0
-34,211111	-57,907957	0	0	0	0	1
-34,247744	-56,772236	0	0	0	0	1
-34,270029	-56,767567	0	0	0	0	1
-34,274994	-57,973761	0	1	0	0	0
-34,277415	-55,233200	0	1	0	0	0
-34,304117	-55,335188	0	1	0	0	0
-34,305882	-57,347879	0	0	0	0	1
-34,310187	-55,943140	0	1	0	0	0
-34,334385	-57,931046	0	1	0	0	0
-34,375156	-55,248948	0	1	0	0	0
-34,389936	-55,222474	0	0	1	0	1
-34,407584	-54,118794	0	0	0	0	1
-34,408029	-56,386592	0	0	1	0	0
-34,409980	-55,195716	0	1	0	0	0
-34,416031	-56,416219	0	1	0	0	0
-34,419728	-54,143695	0	0	1	0	1
-34,420293	-54,070824	0	0	1	0	0
-34,424318	-55,191705	0	0	0	0	1

-34,431748	-56,394625	0	0	0	0	1
-34,442711	-55,195450	0	0	1	0	0
-34,446874	-55,204180	0	1	0	0	0
-34,504385	-55,366283	0	0	0	0	1
-34,514075	-55,915584	0	1	0	0	0
-34,548795	-55,739600	0	0	0	0	1
-34,559262	-55,497661	0	0	0	0	1
-34,599831	-55,458097	0	0	0	0	1
-34,612276	-54,894859	0	0	0	0	1
-34,649629	-54,845607	0	0	1	0	0
-34,678648	-56,246606	0	1	0	0	0
-34,693978	-55,214392	0	0	1	0	0
-34,695453	-55,036044	0	0	1	0	1
-34,719979	-56,304365	0	1	0	0	0
-34,733175	-54,885895	0	0	1	0	0
-34,734276	-55,034962	0	0	0	0	1
-34,734485	-56,278106	0	0	0	0	1
-34,747019	-54,644115	0	0	1	0	0
-34,748691	-54,884473	0	0	0	0	1
-34,753690	-56,258799	0	0	1	0	0
-34,756342	-54,694551	0	0	1	0	0
-34,761393	-56,273132	0	1	0	0	0
-34,770107	-54,901468	0	0	1	0	1
-34,774703	-56,391217	0	0	0	0	1
-34,779868	-55,869535	0	0	1	0	0
-34,781656	-55,900266	0	0	0	0	1
-34,782593	-54,904828	0	0	1	0	1
-34,784102	-54,870619	0	0	1	0	0
-34,786036	-55,868379	0	0	1	0	0
-34,789497	-55,294546	0	0	0	0	1
-34,813919	-54,914898	0	0	0	0	1
-34,816105	-55,318251	0	0	0	0	1
-34,821570	-56,317144	0	0	0	0	1
-34,843091	-56,047397	0	0	1	0	0
-34,849160	-55,040721	0	1	0	0	0
-34,852629	-56,012728	0	0	0	0	1
-34,857686	-56,202517	0	1	1	0	1
-34,863869	-56,060012	0	0	0	0	1
-34,881163	-56,091510	0	0	0	0	1
-34,882117	-56,128216	0	0	1	0	0
-34,885846	-56,198435	0	0	1	0	0
-34,893729	-54,833290	0	0	1	0	0
-34,956328	-54,941130	0	0	0	0	1

APÉNDICE 1e

Presencia de aéglicos (familia Aeglidae) en Bolivia

latitud	longitud	<i>A. jujuyana</i>	<i>A. septentrionalis</i>
-21,356663	-65,750722	0	1
-21,446863	-65,714286	1	1
-21,498802	-64,760870	0	1
-21,516665	-64,750728	0	1

APÉNDICE 1f

Presencia de aéglicos (familia Aeglidae) en Paraguay

latitud	longitud	<i>A. platensis</i>
-24,242983	-55,670945	1
-25,716667	-56,250000	1
-26,392912	-55,807155	1

APÉNDICE 2

Referencias bibliográficas usadas como suplemento de la información de muestreos a campo y de colecciones de museos para crear la base de datos de las especies de *Aegla* en su área de distribución completa (Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay, Uruguay)

Ayres-Peres, L.; Araujo, P.B. y Santos, S. (2011) *Description of the agonistic behavior of Aegla longirostri (Decapoda: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 31: 379 - 388.

Barber, B.R.; Xu, J.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2012) *Conflicting evolutionary patterns due to mitochondrial introgression and multilocus phylogeography of the Patagonian freshwater crab Aegla neuquensis*. Plos One. 7: 1 - 22.

Bartholomei-Santos, M. L.; Roratto, P.A. y Santos, S. (2011) *High genetic differentiation of Aegla longirostri (Crustacea, Decapoda, Anomura) populations in southern Brazil revealed by multi-loci microsatellite analysis*. Genet.Mol.Res. 10: 4133 - 4146.

Bond-Buckup, G. y Buckup, L. (1994) *A familia Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura)*. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Bond-Buckup, G. y Buckup L., (2000) *Aegla rosanae Campos Jr., um novo sinônimo de Aegla paulensis Schmitt (Crustacea, Aeglidae)*. Revta bras.Zool. 17: 385 - 386.

Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Buckup, L.; Bueno, A.A.P.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2010) *Description of a new species of Aeglidae, and new records of related species from river basins in Argentina (Crustacea, Anomura)*. Zootaxa. 2343: 18 - 30.

Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Buckup, L.; Pérez-Losada, M.; Bueno, A.A.P.; Crandall, K. A. y Santos, S. (2010) *New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic Forest in southern Brazil (Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 30: 495 - 502.

Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Pérez-Losada, M.; Buckup, L. y Crandall, K.A. (2008) *Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater*. Hydrobiologia. 595: 267 - 273.

Boos, H.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Araujo, P.B.; Magalhães, C.; Almerão, M. P.; dos Santos, R.A. y Mantelatto, F.L. (2012) *Checklist of the Crustacea from the state of Santa Catarina, Brazil*. Check List. 8: 1020 - 1046.

Bortoluzzi, L.R.; Carvalho, A.V.; Castillo, A.R.; Querol, E. y Querol, M.V.M. (2007) *Anomuros do gênero Aegla Leach, 1820 (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) como*

bioindicador no Arroio Imbaá, Uruguaiana, Rio Grande do Sul. Biodiversidade Pampeana. 5: 9 - 13.

Bracken-Grissom, H.D.; Enders, T.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2011) *Molecular diversity of two freshwater anomuran crab species in southern Chile (Decapoda: Anomura: Aeglidae) compared to associated morphometric differences*. En: *Phylogeography and population genetics in Crustacea* (Eds.: Held C., Schubart, C. y Koenemann, S.) Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton, p. 305-322.

Bücker, F.; Gonçalves, R.; Bond-Buckup, G. y Melo, A.S. (2008) *Effect of environmental variables on the distribution of two freshwater crabs (Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 28: 248 - 251.

Bueno, A.A.P. y Bond-Buckup, G. (2000) *Dinâmica populacional de Aegla platensis Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)*. Revta bras.Zool. 17: 43 - 49.

Bueno A.A.P. y Bond-Buckup, G. (2004) *Natural Diet of Aegla platensis Schmitt and Aegla ligulata Bond-Buckup y Buckup (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) from Brazil*. Acta Limnol.Bras. 16: 115 - 127.

Bueno S.L.S. y Shimizu, R.M. (2008) *Reproductive biology and functional maturity in females of Aegla franca (Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 28: 652 - 662.

Bueno, S.L.S.; Shimizu, R.M. y Rocha, S.S. (2007) *Estimating the population size of Aegla franca (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, southeastern Brazil*. J.Crust.Biol. 27: 553 - 559.

Bueno S.L.S.; Takano, B.F.; Cohen, F.P.A.; Moraes, J.C.B.; Chiquetto-Machado, P.I.; Vieira, L.C.M. y Shimizu, R.M. (2014) *Fluctuations in the population size of the highly endemic Aegla perobae (Decapoda: Anomura: Aeglidae) caused by a disturbance event*. J.Crust.Biol. 34: 165 - 173.

Castro-Souza, T. y Bond-Buckup, G. (2004) *O nicho trófico de duas espécies simpátricas de Aegla Leach (Crustacea, Aeglidae) no tributário da bacia hidrográfica do Rio Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil*. Revta bras.Zool. 21: 805 - 813.

César, I.I. y Damborenea, C. (2010) *Type and non-type specimens of Aegla (Decapoda: Anomura: Aeglidae) housed in the Museo de La Plata, Argentina*. Zootaxa. 2337: 31 - 46.

Cogo, G.B y Santos, S. (2013) *The role of aeglids in shredding organic matter in neotropical streams*. J.Crust.Biol. 33: 519 - 526.

Cohen, F.P.A.; Takano, B.F.; Shimizu, R.M. y Bueno, S.L.S. (2011) *Life cycle and population structure of Aegla paulensis (Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 31: 389 - 395.

Colpo, K.D.; Ribeiro, L.O. y Santos, S. (2005) *Population biology of the freshwater anomuran Aegla longirostri (Aeglidae) from South Brazilian streams*. J.Crust.Biol. 25: 495 - 499.

Fernandes, C.S. y Bichuette, M.E. (2013) *Shape variation of Aegla schmitti (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) associated to superficial and subterranean stream reaches*. Subterr.Biol. 10: 17 - 24.

Fernandes, C.S.; Bueno, S.L.S. y Bichuette, M.E. (2013) *Distribution of cave-dwelling Aegla spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira Karstic area in southeastern in Brazil*. J.Crust.Biol. 33: 567 - 575.

Fernandes, C.S.; Gregati, R.A. y Bichuette, M.E. (2011) *The first record of external abnormalities in the subterranean Aegla marginata Bond-Buckup y Buckup, 1994 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), from a karst area of Southeastern Brazil*. Subterr.Biol. 8: 33 - 38.

Fichas de antecedentes de especies de Aegla de Chile. (2013) *Centro de Estudios Agrarios y Ambientales de Chile*. Available at: <http://www.someaddress.com/full/url/>.

Francisco, D.A.; Bueno, S.L.S. y Kihara, T.C. (2007) *Description of the first juvenile of Aegla franca Schmitt, 1942 (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)*. Zootaxa. 1509: 17 - 30.

Fransozo, A.; Costa, R.C.; Reigada, A.L.D. y Nakagaki, J.M. (2003) *Population structure of Aegla castro Schmitt, 1942 (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from Itatinga (SP), Brazil*. Acta Limnol.Bras. 15: 13 - 20.

Gomes, K.M. (2012) *Avaliação do estado de conservação de duas espécies de Aegla Leach (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) endêmicas do sul do Brasil*. Unpublished Master Degree Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Grabowski R.C.; Santos, S. y Castilho, A.L. (2013) *Reproductive ecology and size of sexual maturity in the anomuran crab Aegla parana (Decapoda: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 33: 332 - 338.

- Hepp, L.U.; Fornel, R.; Restello, R.M.; Trevisan, A. y Santos, S. (2012) *Intraspecific morphological variation in freshwater crustacean Aegla plana in Southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape*. J.Crust.Biol. 32: 511 - 518.
- Hobbs, HH. III, (1978) *A new species of the endemic South American genus Aegla from Paraná, Brazil (Crustacea: Anomura: Aeglidae)*. Proc.Biol.Soc.Wash. 91: 982 - 988.
- Jara, C.G. (1982) *Aegla bahamondei, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Coastal Mountain Range of Nahuelbuta, Chile*. J.Crust.Biol. 2: 232 - 238.
- Jara, C.G. (1986) *Aegla spectabilis, a new species of freshwater crab from the eastern slope of the Nahuelbuta Coastal Cordillera, Chile*. Proc.Biol.Soc.Wash. 99: 34 - 41.
- Jara, C.G. (1989) *Aegla denticulata lacustris, new subspecies, from Lake Rupancho, Chile (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. Proc.Biol.Soc.Wash. 102: 385 - 593.
- Jara, C.G. (1992) *Aegla expansa, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae), from the lower Bio-Bio River Basin, Concepcion, Chile*. Gayana Zoología. 56: 49 - 57.
- Jara, C.G. (1994) *Aegla pewenchae, a new species of central Chilean freshwater decapod (Crustacea: Anomura: Aeglidae)*. Proc.Biol.Soc.Wash. 107: 325 - 339.
- Jara, C.G. y Lopez, M.T. (1981) *A new species of freshwater crab (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from insular south Chile*. Proc.Biol.Soc.Wash. 94: 88 - 93.
- Jara, C.G. y Palacios, V.L. (1999) *Two new species of Aegla Leach (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from southern Chile*. Proc.Biol.Soc.Wash. 112: 106 - 119.
- Jara, C.G. y Palacios, V.L. (2001) *Occurrence of conjoined twins in Aegla abtao Schmitt, 1942 (Decapoda, Anomura, Aeglidae)*. Crustaceana. 74: 1059 - 1065.
- Jara, C.G.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2003) *A new species of freshwater anomuran crab of the genus Aegla Leach, 1821 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) from the Nahuelbuta Coastal Range, Chile*. Proc.Biol.Soc.Wash. 116: 933 - 942.
- Jara, C.G.; Rudolph, E.H. y González, E.R. (2006) *Estado de conocimiento de los malacostráceos dulceacuícolas de Chile*. Gayana. 70[1], 40 - 49.
- Kochalka, J.A.; Martin, J.W. y Belk, D. (1999) *Deforestation endangers freshwater "lobsters" in Paraguay*. Species: Newsletter of the Species Survival Commission IUCN-The World Conservation Union. 31:32 - 26.

Lopes, M.N.; Vieira, J.P. y Burns, M.D.M. (2009) *Biofouling of the golden mussel Limnoperna fortunei (Dunker, 1857) over the Anomura crab Aegla platensis Schmitt, 1942*. Panam. J. Aquat. Sci. 4: 222 - 225.

López-Greco, L.S.; Viau, V.E.; Lavolpe, M.; Bond-Buckup, G. y Rodríguez, E.M. (2004) *Juvenile hatching and maternal care in Aegla uruguayana (Anomura, Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 24: 309 - 313.

Magalhães, C. (2002) *A rapid assessment of the decapod fauna in the Rio Tahuamanu and Rio Manuripi Basins, with new records of shrimps and crabs for Bolivia (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae, Sergestidae, Trichodactylidae)*. Revta bras.Zool. 19: 1091 - 1103.

Martin, J.W. y Felgenhauer, B.E. (1986) *Grooming behaviour and the morphology of grooming appendages in the endemic South American crab genus Aegla (Decapoda, Anomura, Aeglidae)*. J.Zool. 209: 213 - 224.

Miserendino, M.L. (2001) *Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships*. Hydrobiologia. 444: 147 - 158.

Noro, C.K. y Buckup, L. (2002) *Biología reproductiva e ecología de Aegla leptodactyla Buckup y Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae)*. Revta bras.Zool. 19: 1063 -1074.

Oliveira, D. (2009) *Dinâmica populacional de Aegla platensis (Crustacea, Anomura) em um tributário do Rio da Várzea em Frederico Westphalen - RS*. Unpublished Master Degree Thesis, Universidade Federal de Santa Maria.

Oliveira, G.T.; Fernandez, F.A.; Bueno, A.A.P. y Bond-Buckup, G. (2007) *Seasonal variations in the intermediate metabolism of Aegla platensis (Crustacea, Aeglidae)*. Comp.Biochem.Physiol.A. 147: 600 - 606.

Oyanedel, A.; Valdovinos, C.; Sandoval, N.; Moya, C.; Kiessling, G.; Salvo, J. y Olmos, V. (2011) *The southernmost freshwater anomurans of the world: geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 31: 396 - 400.

Pardini, R. (1988) *Feeding ecology of the neotropical river otter Lontra longicaudis in an Atlantic Forest stream, south-eastern Brazil*. J.Zool.,Lond. 245: 385 - 391.

Parra Gallardo, C.A. (2006) *Distribución espacial de cuatro especies de Aegla Leach en un sistema hidráulico dinámico y su relación con su microdistribución en la naturaleza*. Unpublished Thesis, Universidad Austral de Chile.

Pérez-Losada, M.; Bond-Buckup, G.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2004) *Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater "crabs" Aegla (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches*. Syst.Biol. 53: 767 - 780.

Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Bond-Buckup, G. y Crandall, K.A. (2002b) *Phylogenetic relationships among the species of Aegla (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile*. J.Crust.Biol. 22: 304 - 313.

Ribeiro Amato, J.F.; Amato, S.B. y Campos Daudt, L.C. (2003) *New species of Temnocephala Blanchard (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on Aegla serrana Buckup y Rossi (Crustacea, Anomura) from southern Brazil*. Revta bras.Zool. 20: 493 - 500.

Ringuelet, R.A. (1948b) *Una nueva Aegla del noreste argentino*. Notas Mus.La Plata Zool. 13: 203 - 208.

Ringuelet, R.A. (1949b) *Los anomuros del género Aegla del noroeste de la República Argentina*. Rev.Mus.La Plata Zool. 6: 1 - 45.

Ringuelet, R.A. (1959b) *Notas sobre Aegla de Argentina y Paraguay (Crust. Decap. Anomura)*. Physis. 21: 231 - 239.

Rocha, S.S. y Bueno, S.L.S. (2004) *Crustáceos decápodes de água doce com ocorrência no Vale do Ribeira de Iguape e rios costeiros adjacentes, São Paulo, Brasil*. Revta bras.Zool. 21: 1001 - 1010.

Rocha, S.S. y Bueno, S.L.S. (2011) *Extension of the known distribution of Aegla strinatii Türkay, 1972 and a checklist of decapod crustaceans (Aeglidae, Palaemonidae and Trichodactylidae) from the Jacupiranga State Park, South of São Paulo State, Brazil*. Nauplius. 19: 163 - 167.

Rocha, S.S.; Shimizu, R.M. y Bueno, S.L.S. (2010) *Reproductive biology in females of Aegla strinatii (Decapoda: Anomura: Aeglidae)*. J.Crust.Biol. 30: 589 - 596.

Salas, L. y César, I. (2007) *Reportes del genero Aegla (Aeglidae, Crustacea), en ríos de Catamarca*. Primeras Jornadas Universitarias de Ciencias Exactas y Naturales Biología Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Catamarca, Argentina.

- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Bartholomei-Santos, M.L.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2015) *Three new species of Aeglidae (Aegla, Leach, 1820) from Paraná State, Brazil*. J.Crust.Biol. DOI: 10.1163/1937240X-00002376.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Loureiro, T.G.; Gonçalves, A.S. y Verdi, A. (2014) *The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura), with the description of a new species of Aegla*. In: *Advances in freshwater decapod systematics and biology* (Eds.: Yeo, D.C.J.; Cumberlidge, N. y Klaus, S.) Boston: Crustaceana Monographs. p. 195-205.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Buckup, L.; Pérez-Losada, M.; Finley, M. y Crandall, K.A. (2012) *Three new species of Aegla (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay river hydrographic basin in Brazil*. J.Crust.Biol. 32: 529 - 540.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Crandall, K.A. y Buckup, L. (2010) *New records and description of a new species of Aeglidae (Crustacea: Anomura) from river basins in southern Brazil*. Nauplius. 18: 79 - 86.
- Santos, S.; Jara, C.G.; Bartholomei-Santos, M.L.; Pérez-Losada, M. y Crandall, K.A. (2013) *New species and records of the genus Aegla Leach, 1820 (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from the west-central region of Rio Grande do Sul, Brazil*. Nauplius. 21: 211 - 223.
- Satterlee, S.A.; Zuercher, G.L.; Kuhle, W.C.; Ramírez-Pinto, F.; Fernández, S.; Jackson, L.; Velázquez, M.C. y Kochalka, J.A. (2012) *Rediscovery of aeglid crabs in the Rio Jejuí Watershed, Paraguay*. J.Crust.Biol. 32: 541 - 543.
- Savaris, M.; Lampert, S.; Trevisan, A. y Masunari, S. (2012) *Opportunistic predation of fish by anomuran crabs (Crustacea, Anomura, Aeglidae) in rivers of southern Brazil*. Biota Neotropical. 12: 248 - 251.
- Schiligoski, A.L.; Brito Chaves, P.J.; Metri, R. y Metri, C.B. (2010) *Relação entre número e tamanho dos ovos e biometria das fêmeas ovígeras de Aegla castro em Guarapuava, PR*. XIX Encontro Anual de Iniciação Científica, UNICENTRO. Guarapuava, Paraná, Brazil.
- Schuldt, M.; Núñez, P.; Mersing, W.; Del Valle, A. y Manceñido, M. (1988) *Aegla (Crustacea, Anomura) en el Lago Huechulafquen (Neuquén, Argentina) y algunas implicancias filogenéticas para Aeglidae del centro oeste de Argentina*. Anales Soc.Ci.Argent. 217: 27 - 37.

- Silva Gonçalves, R.; Silva Castiglioni, D. y Bond-Buckup, G. (2006) *Ecologia populacional de Aegla franciscana (Crustacea, Decapoda, Anomura) em São Francisco de Paula, RS, Brasil*. Iheringia, Série Zoologia. 96: 109 - 114.
- Sokolowicz, C.C.; Bond-Buckup, G. y Buckup, L. (2006) *Dynamics of gonadal development of Aegla platensis Schmitt (Decapoda, Anomura, Aeglidae)*. Revta bras.Zool. 23: 1153 - 1158.
- Swiech-Ayoub, B.P. y Masunari, S. (2001) *Biologia reprodutiva de Aegla castro Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil*. Revta bras.Zool. 18: 1019 - 1030.
- Teodósio, E.A.F.M.O. y Masunari, S. (2007) *Description of first two juvenile stages of Aegla schmitti Hobbs III, 1979 (Anomura: Aeglidae)*. Nauplius. 15: 73 - 80.
- Trevisan, A. (2010) *Influência da formação Serra do Mar na biogeografia ecológica das espécies da família Aeglidae Dana 1852 (Crustacea: Decapoda) no Estado do Paraná/Brasil*. Unpublished elatório apresentado ao Instituto Ambiental Paranaense, como pré-requisito para renovação de licença de coleta. Universidade Federal do Paraná.
- Trevisan, A. y Santos, S. (2011) *Crescimento de Aegla manuinflata (Decapoda, Anomura, Aeglidae) em ambiente natural*. Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre. 101: 336 - 342.
- Trevisan, A. y Santos, S. (2014) *Population dynamics of Aegla manuinflata Bond-Buckup and Santos 2009 (Decapoda: Aeglidae), and threatened species*. Acta Limnol.Bras. 26: 154 - 162.
- Trevisan, A.; Zanetti Marochi, M.; Costa, M.; Santos, S. y Masunari, S. (2012) *Sexual dimorphism in Aegla marginata (Decapoda: Anomura)*. Nauplius. 20: 75 - 86.
- Tudge, C.C. (2003) *Endemic and enigmatic: the reproductive biology of Aegla (Crustacea: Anomura: Aeglidae) with observations on sperm structure*. Memoirs of Museum Victoria. 60: 63 - 70.
- Vaz-Ferreira, R.; Gary, R. y Vaz-Ferreira, M. (1945) *Notas biométricas sobre los crustáceos decápodos del género Aegla Leach, I. La variación de algunas magnitudes en Aegla uruguayana Schmitt*. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo. 24: 1 - 5.

Viau, V.E.; López-Greco, L.S.; Bond-Buckup, G. y Rodríguez, E.M. (2006) *Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, Aegla uruguayana (Aeglidae)*. Acta Zool. 87: 253 - 264.

Xu, J.; Perez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2009) *Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab Aegla alacalufi in Chilean Patagonia*. Molec.Ecol. 18: 904 - 918.

APÉNDICE 2.1

Presencia de aéglicos (familia Aeglidae) en Argentina y datos de variables ambientales.

ATR: rango de temperatura anual (*annual temperature range* °C)

latitud	longitud	altitud (msnm)	estabilidad	ATR (°C)	pH	conductividad ($\mu \text{ cm}^{-1}$)
-22,095015	-65,472066	3431	5	30,7	7,90	419,00
-22,109301	-65,592755	3431	5	30,7	7,15	419,00
-22,409889	-65,571528	3587	5	30,2	8,18	234,00
-23,197222	-65,340278	3039	5	25,7	7,75	978,00
-23,202629	-65,346610	2949	5	25,7	7,75	978,00
-23,241111	-64,274722	402	5	24,1	7,62	489,00
-23,433568	-65,349310	2648	5	24,6	7,75	978,00
-23,561840	-64,386617	329	5	23,9	8,49	472,00
-23,563889	-65,384722	2483	5	24,2	8,49	472,00
-23,574584	-65,397993	2470	5	24,3	7,75	978,00
-23,626625	-65,403605	2395	5	24,1	7,75	978,00
-23,698750	-65,548964	2700	5	24,2	8,49	472,00
-23,747500	-64,665833	394	5	24,1	7,82	1014,00
-23,794689	-64,786243	487	7	24,1	8,56	586,00
-23,801016	-65,476004	2130	5	23,8	7,75	978,00
-24,162828	-65,360780	1338	5	23,9	7,75	978,00
-24,212522	-65,352415	1377	5	23,9	8,16	260,00
-24,214707	-66,319488	3742	5	25,1	8,16	260,00
-24,356801	-65,028790	834	5	24,6	7,75	978,00
-24,445170	-65,958555	3101	5	24,8	7,04	85,00
-24,724389	-65,502028	1559	5	26,3	7,04	85,00
-24,785212	-65,474054	1221	5	26,8	8,18	234,00
-25,121111	-66,158611	2325	10	26,4	6,89	224,00
-25,131111	-65,015000	719	10	27,8	6,89	224,00
-25,489213	-64,959972	848	5	27,1	8,20	1007,00
-26,211224	-65,602327	1732	2	23,7	7,20	303,00
-26,234434	-65,491509	1081	2	23,8	7,20	303,00
-26,240833	-65,159722	876	2	24,1	7,20	303,00
-26,496967	-65,401073	872	2	23,0	8,56	162,00
-26,638066	-65,189468	536	2	23,8	8,53	560,00
-26,702720	-65,432898	1209	2	22,8	7,20	303,00
-26,786924	-65,388415	948	2	23,1	8,17	1293,00
-26,855278	-65,430833	688	2	23,4	8,56	162,00
-26,903705	-65,365609	456	2	23,7	8,56	162,00
-26,923056	-65,681917	1900	2	23,5	8,56	162,00
-26,933333	-65,775833	2385	2	23,5	8,56	162,00
-26,944704	-65,669417	1852	2	23,4	7,23	258,00
-27,016755	-65,656916	1445	2	24,0	7,22	190,00
-27,135169	-64,946400	343	2	26,6	7,18	218,00
-27,283655	-55,536253	85	20	22,8	7,27	52,60
-27,322138	-65,915114	1076	2	26,9	7,23	162,00

-27,339025	-65,756016	526	2	26,6	7,23	162,00
-27,358333	-65,818056	745	2	26,9	7,23	162,00
-27,374806	-54,297750	141	20	22,0	6,29	34,00
-27,383796	-63,516602	156	8	30,0	8,48	1566,00
-27,400713	-65,979137	1382	2	27,6	7,20	303,00
-27,415556	-55,470472	120	20	22,8	6,36	43,00
-27,463687	-55,810917	83	10	22,7	7,00	73,00
-27,486042	-54,683506	196	20	21,8	7,39	54,00
-27,492444	-54,677222	117	20	21,9	6,54	23,00
-27,522733	-55,179215	367	20	22,1	6,00	52,90
-27,686001	-55,654999	128	20	22,6	6,68	64,00
-27,746126	-54,999756	105	20	21,9	7,43	50,00
-27,757778	-67,920333	3064	2	28,9	8,79	1280,00
-27,764861	-55,799278	145	20	22,7	6,43	45,00
-27,787611	-68,087556	3077	2	27,4	6,72	1290,00
-27,850014	-65,834028	1187	2	28,8	7,20	303,00
-27,870444	-55,156806	99	20	22,0	7,28	51,90
-27,876390	-55,276808	99	20	22,0	6,40	80,00
-27,904033	-55,371977	94	20	22,1	6,86	46,50
-27,931674	-55,460984	105	20	22,3	5,30	60,00
-28,022778	-65,941778	1795	2	29,4	7,09	225,00
-28,076917	-65,904433	1497	2	29,6	7,29	80,00
-28,210821	-65,871986	1275	2	29,9	7,29	80,00
-28,216167	-65,881972	1302	2	29,9	7,29	80,00
-28,268889	-65,739500	716	2	29,8	7,17	221,00
-28,287028	-65,729444	671	2	29,9	7,18	181,00
-28,355193	-65,711486	590	2	29,9	7,18	181,00
-28,431139	-65,846583	986	2	30,5	7,40	202,00
-28,650186	-68,302303	1773	4	27,0	8,32	3450,00
-28,658556	-68,418639	1902	4	25,9	7,89	2880,00
-28,659139	-68,410778	1900	4	26,0	8,54	1880,00
-30,213187	-69,036253	1453	12	31,8	8,66	2300,00
-30,333398	-68,711568	1064	6	34,0	8,54	690,00
-30,510556	-69,308333	2090	12	30,4	8,54	690,00
-31,162111	-59,728694	30	12	25,8	7,25	820,00
-31,252083	-69,454000	1399	12	30,3	8,54	14,00
-31,415291	-58,039611	8	12	25,7	7,10	68,00
-31,439123	-60,631400	16	12	25,5	7,07	55,00
-31,611491	-58,048146	16	20	25,8	6,86	49,40
-31,635948	-60,675929	16	10	25,4	7,08	59,00
-31,660016	-60,599312	13	10	25,4	7,11	65,00
-31,718671	-60,526754	59	20	25,4	7,00	73,00
-31,777959	-60,360125	33	20	25,6	7,07	55,00
-31,784563	-60,314873	32	20	25,6	7,07	55,00
-31,925883	-58,193538	10	20	26,1	6,86	46,50
-31,985506	-68,735889	1074	6	31,3	8,70	1260,00
-32,068900	-60,653185	14	20	25,3	7,07	55,00
-32,171001	-64,373001	455	10	27,5	7,13	32,00
-32,298278	-60,444056	52	16	25,4	7,80	495,00

-32,306361	-60,425917	45	16	25,3	8,06	525,00
-32,339150	-58,262390	11	20	25,8	6,86	49,40
-32,470418	-58,226233	1	12	25,8	7,10	124,00
-32,532968	-68,980303	1487	2	27,9	7,33	508,00
-32,589725	-69,351250	1900	2	26,5	7,33	508,00
-32,687365	-69,357394	1717	7	26,8	8,19	2410,00
-32,749410	-58,680461	27	9	25,7	7,20	163,00
-32,757971	-68,357326	604	7	31,5	8,19	2410,00
-32,912792	-60,672144	8	12	25,6	7,00	115,00
-32,958556	-69,267639	1773	2	28,2	8,09	248,00
-32,972563	-69,233573	1558	2	28,5	8,35	830,00
-32,980787	-68,861405	906	7	30,4	8,19	2410,00
-32,981163	-58,503524	3	12	25,5	7,12	419,00
-33,033917	-58,454694	6	12	25,5	7,18	601,00
-33,042066	-69,103308	1288	7	29,5	8,19	2410,00
-33,044342	-69,002714	1077	7	30,0	8,19	2410,00
-33,076347	-68,630261	685	7	31,4	8,19	2410,00
-33,223833	-66,237861	971	6	29,9	8,84	48,00
-33,298056	-68,720000	758	10	31,9	8,35	60,00
-33,363056	-69,111614	1075	2	31,0	8,80	60,00
-33,547039	-69,011387	869	2	32,0	8,28	64,00
-33,565556	-69,016944	876	2	31,9	8,28	64,00
-33,696444	-60,532194	52	12	26,4	7,04	126,00
-33,703889	-60,341944	46	12	26,5	7,04	126,00
-33,775285	-58,629356	4	10	24,4	6,96	180,00
-33,823143	-59,463760	2	12	25,8	7,04	126,00
-33,835806	-60,386972	58	12	26,4	7,04	126,00
-34,071313	-59,507525	21	12	26,4	7,04	126,00
-34,189570	-58,255627	4	12	25,8	7,04	126,00
-34,191098	-58,251403	4	12	25,8	7,04	126,00
-34,192861	-69,185250	1553	4	30,9	8,42	19,00
-34,234022	-58,371239	4	12	25,8	7,04	126,00
-34,236002	-58,885711	3	12	25,8	7,04	126,00
-34,240194	-59,468389	23	12	27,0	7,04	126,00
-34,337333	-60,282083	49	12	27,0	7,04	126,00
-34,411499	-58,570069	5	12	24,1	7,04	126,00
-34,413000	-59,961583	46	12	27,2	7,04	126,00
-34,445475	-58,956677	10	12	26,5	7,04	126,00
-34,450506	-58,670769	7	12	25,0	7,04	126,00
-34,524629	-58,464778	7	12	25,0	7,04	126,00
-34,528283	-59,081624	14	12	27,0	7,04	126,00
-34,542743	-58,434605	7	12	25,0	7,04	126,00
-34,561965	-58,405551	7	12	25,0	7,04	126,00
-34,564362	-59,123679	20	12	27,1	7,04	126,00
-34,910255	-57,938113	23	12	22,4	7,04	126,00
-35,080491	-70,162918	2489	4	27,3	7,33	508,00
-35,083568	-69,603384	1600	3	29,5	8,13	1060,00
-35,085278	-68,849722	1308	3	30,7	8,13	1060,00
-35,160033	-69,869573	1862	12	28,8	7,23	910,00

-35,554001	-69,658997	1566	3	30,1	7,86	458,00
-35,792389	-70,141739	1602	12	29,6	7,54	348,00
-36,504750	-69,853167	1630	3	30,7	7,52	748,00
-36,522528	-69,831139	1613	3	30,7	8,64	37,00
-36,813538	-69,872718	961	20	31,2	8,64	37,00
-36,818286	-71,080027	1468	20	27,9	5,50	37,00
-37,255556	-70,420556	1046	5	29,9	7,37	114,00
-37,371076	-70,275652	842	5	30,4	7,37	114,00
-37,406708	-70,229145	820	5	30,4	7,37	114,00
-38,078601	-70,614221	953	18	28,4	7,37	114,00
-38,519325	-70,361233	716	18	29,0	7,37	114,00
-38,727778	-68,173056	307	12	31,4	7,03	117,00
-38,794439	-70,196515	845	3	28,5	7,37	114,00
-38,872906	-71,205195	1159	20	24,4	7,37	114,00
-38,973107	-68,046833	264	5	31,3	6,90	29,00
-38,994801	-68,076988	264	5	31,2	6,90	29,00
-39,088804	-67,565408	230	2	31,3	7,03	171,00
-39,113004	-67,626068	236	2	31,3	7,03	171,00
-39,262669	-68,760669	370	12	29,6	7,03	117,00
-39,488074	-65,608613	123	2	31,7	7,03	171,00
-39,751565	-71,280624	913	5	23,3	6,59	49,00
-39,786339	-71,225145	894	5	23,4	6,59	49,00
-39,833722	-70,924528	708	5	24,4	6,59	49,00
-39,988056	-71,060056	765	5	23,8	6,59	49,00
-39,996944	-70,835556	657	12	24,6	7,03	59,00
-40,055413	-71,330106	901	15	23,0	6,45	28,00
-40,166032	-71,357576	650	5	23,2	6,72	30,00
-40,378123	-71,277317	976	5	23,0	6,59	49,00
-40,494081	-70,531748	582	5	25,5	6,90	29,00
-40,580800	-70,753701	719	5	24,7	6,90	29,00
-40,731535	-70,687902	658	5	25,0	6,90	29,00
-40,814806	-62,971222	6	2	26,8	7,03	171,00
-40,981369	-71,506315	769	18	22,8	6,72	30,00
-41,043349	-71,171046	760	18	23,6	6,72	30,00
-41,057027	-71,146011	804	5	23,7	6,90	29,00
-41,121282	-71,398087	767	18	23,2	6,72	30,00
-42,166667	-71,166667	680	18	25,6	6,72	68,10
-42,349361	-67,025528	410	5	29,4	6,14	68,10
-42,411389	-71,073611	666	5	25,6	6,14	68,10
-43,418305	-69,159778	328	5	27,7	6,14	68,10
-43,462582	-70,855922	661	5	24,5	6,14	173,00
-43,854722	-68,817778	275	5	27,1	6,14	68,10
-44,031098	-70,621269	724	15	24,0	6,59	49,00
-44,979935	-71,393236	926	15	20,0	6,59	49,00
-45,045092	-70,627005	635	15	22,7	6,59	49,00
-45,598333	-69,182500	276	15	24,1	6,59	49,00
-45,682222	-70,265278	428	15	23,6	6,59	49,00
-45,893058	-71,644569	428	15	23,6	6,59	49,00

APÉNDICE 2.2

Presencia de camarones, langostas y cangrejos (familias Sergestidae, Palaemonidae, Parastacidae y Trichodactylidae, respectivamente) en Argentina y datos de variables ambientales. ATR: rango de temperatura anual (*annual temperature range* °C)

latitud	longitud	camarón	langosta	cangrejo	altitud (msnm)	estabilidad	ATR (°C)	pH	Conductividad ($\mu \text{ cm}^{-1}$)
-23,838472	-61,976222	1	0	1	190	7	25,2	8,85	317,00
-24,408889	-60,334083	0	0	1	130	7	24,5	7,48	884,00
-24,702167	-64,188778	1	0	1	457	7	26,1	8,56	586,00
-25,144556	-59,331722	1	0	1	96	7	24,7	7,34	192,00
-25,362694	-57,659056	1	0	1	59	12	21,6	7,13	101,50
-25,364194	-57,754861	1	0	1	64	12	21,9	6,27	85,70
-25,495250	-57,835944	1	0	1	65	12	22,1	6,68	63,90
-25,631389	-59,058444	1	0	1	86	7	25,4	7,61	304,00
-25,639000	-60,116222	1	0	1	105	7	24,9	7,06	504,00
-25,679250	-54,448778	0	0	1	186	12	23,7	6,86	163,30
-25,793611	-58,895611	1	0	1	80	12	25,5	7,17	286,00
-25,817028	-58,043889	1	0	1	66	12	22,5	6,89	39,70
-25,817500	-62,831611	0	0	1	223	7	27,2	8,64	460,00
-25,900278	-54,555694	0	0	1	198	12	24,3	7,21	47,20
-25,901806	-59,242944	1	0	1	84	7	25,7	6,80	163,40
-25,917028	-58,797861	1	0	1	76	12	25,5	7,02	41,70
-25,930639	-59,264444	1	0	1	89	7	25,8	7,22	802,00
-25,966667	-58,433333	1	0	1	68	12	24,1	6,16	66,50
-25,982694	-58,162667	1	0	1	66	12	22,7	6,65	55,00
-26,139778	-54,581472	1	0	1	183	20	24,9	7,67	62,90
-26,263000	-58,263556	1	0	1	61	20	22,7	7,13	89,00
-26,335639	-59,362194	1	0	1	83	8	25,7	7,62	489,00
-26,437861	-58,395611	0	0	1	61	20	23,1	6,14	52,90
-26,467139	-59,346167	1	0	1	79	8	25,3	6,84	80,30
-26,606250	-59,574194	1	0	1	82	8	25,1	6,25	61,00
-26,695889	-54,270417	0	0	1	467	20	23,5	7,54	44,70
-26,759750	-54,923528	1	0	1	119	20	22,8	7,45	57,60
-26,764819	-59,170250	1	0	1	70	8	24,4	6,98	108,40
-26,768750	-54,778028	0	0	1	172	20	23,1	7,61	61,20
-26,783472	-58,716528	1	0	1	61	20	23,3	6,94	87,10
-26,791583	-55,014278	0	0	1	582	20	23,1	7,47	47,00
-26,796250	-54,317778	0	0	1	582	20	23,1	6,96	99,20
-26,807306	-59,551000	1	0	1	76	8	24,9	7,15	126,10
-26,816917	-54,761167	0	0	1	199	20	23,0	7,14	61,50
-26,874472	-62,716083	1	0	1	172	8	28,1	9,21	331,00
-26,894472	-55,057667	0	0	1	194	20	22,1	6,86	46,50
-26,925472	-55,057667	0	0	1	177	20	22,0	7,62	64,30
-26,946389	-59,516417	1	0	1	70	8	24,5	7,06	79,30
-26,983611	-58,867944	1	0	1	60	20	23,1	6,78	43,00
-26,992917	-55,140611	0	0	1	197	20	21,9	6,30	40,50
-27,020500	-58,967833	1	0	1	61	20	23,3	6,39	63,03
-27,034750	-54,566500	0	0	1	538	20	22,5	7,05	29,10
-27,047639	-55,154583	0	0	1	160	20	21,8	6,56	45,50
-27,059556	-54,826806	0	0	1	425	20	22,1	6,93	37,40
-27,099361	-54,762889	0	0	1	434	20	22,1	6,98	29,50
-27,106722	-55,522028	1	0	1	92	20	22,6	7,27	52,60
-27,121222	-55,373250	0	0	1	117	20	22,2	6,62	64,80
-27,140417	-55,517833	0	0	1	112	20	22,7	7,02	44,10

-27,150000	-65,137778	0	0	1	335	2	25,7	7,18	218,00
-27,154417	-55,422417	0	0	1	150	20	22,4	6,88	40,20
-27,261639	-60,657750	0	0	1	85	8	27,1	7,62	104,00
-27,301139	-54,223083	0	0	1	171	20	22,2	6,25	31,00
-27,307389	-62,595250	0	0	1	155	8	28,9	9,05	574,00
-27,439500	-55,391861	0	0	1	159	20	22,6	7,16	50,20
-27,458639	-54,548167	0	0	1	128	20	21,9	6,27	54,00
-27,510194	-64,896472	1	0	1	279	8	27,9	7,56	487,00
-27,528694	-54,813861	0	0	1	107	20	21,9	6,90	52,90
-27,565278	-55,401750	1	0	1	203	20	22,5	6,34	64,00
-27,569639	-55,160833	0	1	0	269	20	22,1	7,29	37,70
-27,600750	-62,440500	0	0	1	144	8	29,4	9,28	483,00
-27,679639	-54,996611	0	0	1	234	20	21,9	7,53	65,10
-27,694806	-54,977778	1	1	1	339	20	21,8	7,79	70,60
-27,729389	-54,911333	0	0	1	106	20	21,9	6,86	49,40
-27,754972	-55,091556	0	0	1	129	20	22,0	6,24	47,00
-27,838083	-55,201944	0	0	1	101	20	21,9	7,15	57,10
-27,918028	-55,661417	0	0	1	98	20	22,6	6,85	43,20
-28,063528	-59,191167	1	0	1	45	8	23,4	7,00	365,00
-28,080306	-59,159611	1	0	1	43	8	23,3	6,00	537,00
-28,085972	-59,154222	1	0	1	43	8	23,3	7,00	1039,00
-28,130667	-55,708333	0	0	1	131	20	22,6	7,01	20,50
-28,130722	-56,051472	0	1	0	143	20	23,0	5,75	14,40
-28,219361	-59,144333	1	0	1	42	8	23,4	7,48	241,00
-28,227778	-59,211056	1	0	1	41	8	23,5	8,80	2780,00
-28,236583	-59,170750	1	0	1	40	8	23,4	8,54	1587,00
-28,238556	-55,769972	0	0	1	67	20	22,7	6,86	46,50
-28,311500	-55,905028	0	0	1	66	20	23,1	6,64	45,00
-28,322611	-56,105750	0	1	0	95	20	23,4	6,29	910,00
-28,446333	-59,246556	1	0	1	41	8	23,6	7,00	612,00
-28,473806	-63,224028	1	0	1	114	8	30,5	7,45	1789,00
-28,493583	-59,290972	1	0	1	43	8	23,7	7,69	68,00
-28,509222	-59,264111	1	0	1	41	8	23,6	8,08	1752,00
-28,533333	-56,029300	1	1	1	59	20	23,6	6,85	47,90
-28,644417	-63,041917	0	0	1	106	8	30,3	8,48	1566,00
-28,694472	-56,241222	1	1	1	58	20	23,8	6,40	20,10
-28,830361	-59,491167	1	0	1	45	8	23,9	7,00	234,00
-28,853583	-59,466528	1	0	1	36	8	23,9	7,75	5160,00
-28,867417	-56,397472	0	1	0	60	20	24,1	6,04	12,80
-28,889278	-63,269139	1	0	1	102	8	30,1	8,87	1600,00
-28,961500	-56,435139	0	1	0	57	20	24,2	5,98	23,00
-29,026917	-56,490889	0	1	0	56	20	24,2	5,79	28,00
-29,036222	-63,461028	1	0	1	103	8	29,9	7,71	19900,00
-29,050000	-59,150000	1	0	1	39	8	23,8	8,69	4160,00
-29,159389	-58,084944	0	1	0	82	20	23,9	6,99	278,00
-29,190889	-58,026778	0	1	0	94	20	23,9	7,26	40,80
-29,211028	-59,618944	1	0	1	34	8	24,2	7,00	1265,00
-29,317694	-58,169278	0	1	1	103	20	23,7	7,56	64,20
-29,449278	-59,751806	1	0	1	33	8	24,9	7,00	2160,00
-29,912472	-63,723500	1	0	1	345	8	28,1	7,21	1106,00
-30,125083	-63,849167	1	0	0	439	10	27,7	8,77	364,00
-30,756333	-64,745889	1	0	0	532	10	27,1	6,89	224,00
-30,920806	-62,667444	1	0	1	76	10	27,0	7,28	17700,00
-30,964694	-62,437861	1	0	1	77	10	27,0	7,17	5960,00
-31,624917	-60,626806	1	0	1	11	10	25,5	7,07	120,00
-31,639472	-60,596472	1	0	1	15	10	25,5	7,08	59,00
-31,647194	-60,601833	1	0	1	13	10	25,5	7,06	147,00
-31,672000	-60,579417	1	0	1	13	10	25,4	7,11	65,00
-31,683889	-60,058000	1	0	1	55	10	25,8	7,11	74,00

-31,950000	-60,900000	1	0	1	11	10	25,3	6,36	86,80
-32,033333	-65,033333	1	0	0	838	7	28,4	8,26	372,00
-32,066667	-64,533333	1	0	0	614	10	27,7	7,13	32,00
-32,426528	-65,725806	1	0	0	988	7	28,7	8,14	2000,00
-32,562639	-58,308056	1	0	1	13	12	25,7	7,20	622,00
-32,576139	-58,173444	1	0	1	13	12	25,7	7,14	62,00
-32,593361	-60,177778	1	0	1	14	10	25,6	6,99	554,00
-32,620250	-60,172389	1	0	1	25	10	25,6	6,98	85,00
-32,639444	-60,206778	0	0	1	6	10	25,7	6,95	178,00
-32,666361	-60,253111	1	0	1	7	10	25,7	7,04	53,00
-32,678222	-60,277000	1	0	1	5	10	25,6	7,04	50,00
-32,679611	-60,021889	1	0	1	42	10	25,5	6,93	567,00
-32,681500	-60,281389	1	0	1	5	10	25,6	7,00	54,00
-32,689583	-58,202472	1	0	0	9	12	25,6	7,24	243,00
-32,715861	-60,340056	1	0	1	6	10	25,7	6,14	51,00
-32,739917	-60,389194	1	0	1	7	10	25,8	6,98	61,00
-32,753278	-60,413278	1	0	1	7	10	25,6	6,97	101,00
-32,766861	-60,433528	1	0	1	6	10	25,6	6,96	88,00
-32,784222	-60,463500	1	0	1	6	10	25,9	6,98	76,00
-32,797278	-59,950861	1	0	1	5	10	25,8	7,00	493,00
-32,839694	-60,576667	0	0	1	8	10	25,9	6,36	86,80
-32,842111	-59,864194	1	0	1	10	10	25,6	7,10	72,20
-32,849056	-59,819333	1	0	1	13	7	25,7	7,04	281,00
-32,859250	-58,413694	1	0	1	17	12	25,6	7,16	421,00
-32,862722	-60,627056	1	0	1	9	10	25,9	6,97	61,00
-32,871750	-60,686389	1	0	1	15	10	26,0	6,96	107,00
-32,872417	-58,417083	1	0	1	16	12	25,6	7,17	152,00
-32,931611	-62,332222	1	0	1	96	10	27,6	7,67	313,00
-32,950000	-59,766667	1	0	1	8	10	25,6	6,96	316,00
-32,976222	-58,199528	1	0	1	5	12	25,4	7,13	77,00
-32,993889	-58,328889	1	0	0	23	12	25,4	7,11	268,00
-33,033833	-61,787556	1	0	1	67	10	27,0	8,80	581,00
-33,046111	-58,542361	1	0	1	4	12	25,4	7,16	852,00
-33,116556	-58,505306	1	0	1	9	12	25,2	7,13	355,00
-33,119306	-58,498944	1	0	0	4	12	25,2	7,11	416,00
-33,190194	-58,431472	1	0	1	0	12	25,1	7,10	68,00
-33,194722	-63,978972	1	0	0	292	10	26,4	7,24	418,00
-33,240806	-63,289361	1	0	1	148	10	27,4	5,96	117,00
-33,301806	-58,711250	1	0	1	24	9	25,1	7,11	74,00
-33,317944	-65,865278	1	0	0	750	7	30,2	7,43	345,00
-33,439250	-58,791306	1	0	1	7	12	24,9	7,07	202,00
-33,494778	-58,800011	1	0	0	5	12	25,0	7,10	333,00
-33,572472	-58,794722	1	0	1	3	12	24,9	7,07	834,00
-33,611167	-65,578722	1	0	0	571	7	30,9	7,50	582,00
-33,612750	-58,808472	1	0	1	3	12	24,8	7,04	757,00
-33,696806	-58,915028	1	0	0	2	12	25,1	7,04	1045,00
-33,701333	-58,634694	1	0	1	3	12	24,5	7,04	146,00
-33,701389	-58,845972	1	0	1	2	12	25,0	7,09	890,00
-33,716686	-58,661361	1	0	1	4	12	24,5	7,04	134,00
-33,720611	-58,949250	1	0	1	3	12	25,1	7,09	248,00
-33,730528	-59,105333	1	0	1	4	10	25,3	6,98	157,00
-33,757306	-59,174694	1	0	1	2	10	25,4	6,96	180,00
-33,775528	-58,868472	1	0	1	3	12	24,9	7,05	529,00
-33,847583	-58,984111	1	0	1	0	12	25,3	7,00	115,00
-33,857000	-58,968944	1	0	0	3	12	25,3	7,01	124,00
-33,899389	-58,867556	1	0	0	2	12	25,0	7,02	2030,00
-33,914000	-58,903667	1	0	1	2	12	25,2	7,04	126,00
-34,087528	-58,998611	0	0	1	4	12	25,8	7,06	131,00
-34,102694	-59,000075	1	0	1	6	10	25,8	7,04	163,00

-34,233333	-58,283333	1	0	1	4	12	25,8	7,04	126,00
-35,028889	-68,677194	1	0	0	1315	2	30,9	7,19	957,00
-36,911667	-62,373556	1	0	0	109	7	29,7	8,64	549,00
-37,352111	-64,501583	1	0	0	193	7	31,6	8,26	440,00
-37,574222	-68,624944	0	1	0	689	2	32,2	6,90	29,00
-38,702417	-68,030250	1	0	0	275	5	31,7	7,22	1210,00
-39,742250	-70,592333	0	1	0	843	5	25,1	7,03	59,00
-40,626167	-71,664167	0	1	0	778	5	22,4	6,14	45,00
-42,536861	-71,101278	0	1	0	810	5	25,1	6,14	45,00

APÉNDICE 4.1

Localidades de colecta de las poblaciones de *A. affinis*, *A. neuquensis*, *A. riolimayana*, *A. scamosa* y del nuevo registro de *Aegla* en Potrero de Funes, San Luis Argentina (indicada como "San Luis"), utilizadas en el análisis morfogeométrico

latitud	longitud	<i>A. affinis</i>	<i>A. neuquensis</i>	<i>A. riolimayana</i>	<i>A. scamosa</i>	San Luis
-30,183333	-69,066667	0	0	0	1	0
-30,301900	-68,729300	0	0	0	1	0
-30,510556	-69,308333	0	0	0	1	0
-31,252083	-69,454000	0	0	0	1	0
-31,431667	-69,531389	0	0	0	1	0
-31,686667	-69,488333	0	0	0	1	0
-32,200556	-68,988889	0	0	0	1	0
-32,590543	-69,351266	0	0	0	1	0
-32,830361	-69,290722	0	0	0	1	0
-32,958556	-69,267639	0	0	0	1	0
-32,988435	-69,248052	0	0	0	1	0
-33,044134	-69,099435	0	0	0	1	0
-33,223833	-66,237861	0	0	0	0	1
-34,192861	-69,185250	0	0	0	1	0
-34,532083	-69,294222	0	0	0	1	0
-35,084000	-69,603996	1	0	0	0	0
-35,160033	-69,869573	1	0	0	0	0
-35,554001	-69,658997	1	0	0	0	0
-36,190194	-69,794111	1	0	0	0	0
-36,504750	-69,853167	1	0	0	0	0
-36,504611	-69,856222	1	0	0	0	0
-36,504750	-69,853167	1	0	0	0	0
-36,522528	-69,831139	1	0	0	0	0
-36,663389	-69,825750	1	0	0	0	0
-36,752053	-70,011628	1	0	0	0	0
-36,813538	-69,872718	0	1	0	0	0
-36,818286	-71,080027	0	1	0	0	0
-36,988611	-70,000472	1	0	0	0	0
-37,095139	-70,118944	0	1	0	0	0
-37,258337	-70,463681	0	1	0	0	0
-38,519325	-70,361233	0	1	0	0	0
-38,727253	-68,174361	0	1	0	0	0
-38,794439	-70,196515	0	1	0	0	0
-38,980111	-68,059750	0	1	0	0	0
-38,987836	-68,073825	0	1	0	0	0

-39,139889	-66,204500	0	1	0	0	0
-39,792030	-71,028320	0	1	1	0	0
-39,793266	-71,215474	0	1	0	0	0
-39,917070	-71,072820	0	1	0	0	0
-39,956800	-71,068086	0	1	0	0	0
-39,963403	-71,077569	0	1	0	0	0
-40,173320	-71,446010	0	0	1	0	0
-40,902772	-71,035842	0	0	1	0	0
-42,349361	-67,025528	0	1	0	0	0
-42,472283	-67,389173	0	1	0	0	0

